



TITLE:

インドネシア産カニクイザルの遺
伝的分化に関する研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

川本, 芳

CITATION:

川本, 芳. インドネシア産カニクイザルの遺伝的分化に関する研究. 京都大学, 1984, 理学博士

ISSUE DATE:

1984-03-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.k3062>

RIGHT:

新	制
理	
460	
京大附図	

学位申請論文

川本 芳

学 位 審 査 報 告

氏 名	川 本 芳
学 位 の 種 類	理 学 博 士
学 位 記 番 号	理 博 第 号
学 位 授 与 の 日 付	昭 和 年 月 日
学 位 授 与 の 要 件	学 位 規 則 第 5 条 第 1 項 該 当
研 究 科 ・ 専 攻	理 学 研 究 科 動 物 学 専 攻
(学 位 論 文 題 目) インドネシア産カニクイザルの遺伝的分化に関する研究	
論 文 調 査 委 員	主 査 野 澤 謙 岩 本 光 雄 高 橋 健 治

理 学 研 究 科

(論文内容の要旨)

インドネシア産カニクイザル (*Macaca fascicularis*) 種内の遺伝的分化の実態を解明することを目的として本研究をおこなった。スマトラ、ジャワ、バリ、ロンボク、スンバワの各島に生息する29群より採取した計456頭分の血液試料をもちいて、29種の蛋白、33遺伝子座の多型を電気泳動法により検索し、発見された変異を遺伝標識として分析をおこなった。

ヘテロ接合体優位性の検定、座位間頻度分化の不均一性の検定から、使用した標識はいずれも自然淘汰に対し中立に近いとみなされ、集団の繁殖構造を解明するうえで有用な標識と判断された。個別の群れ、同所に生息する隣接群の集合、州に由来する個体の集合、の3カテゴリーについて集団内の任意交配を統計的に検定した結果、群れ、隣接群集合内では任意交配がおこなわれていると考えられた。すなわち、社会的な個体集合単位である群れは、外に対し開放された繁殖系を形成するとみなされる。群内に保有される遺伝的変異性は哺乳類一般の地域集団内変異性のレベルに匹敵し、29群の平均で $P_{poly} = 12.22\%$ 、 $\bar{H} = 3.84\%$ と推定された。群内の変異性には地域差が認められ、小島嶼に生息する群れは低変異であった。変異の分布様式に関しては調査全域でその出現が不均一と認められると共に、一部の標識遺伝子に頻度勾配が見出された。群間の遺伝的分化を定量したところ、同島嶼内群間分化に比し、別島嶼群間分化が著るしく大であると認められた。また群間の地理的距離と遺伝距離との相関から判定して、調査された5つの島嶼集団の各々が互に独立した繁殖集団を形成すると考えられる一方、スンダ大陸棚内外で遺伝的分化の構造が異質であるとの示唆を得た。

島嶼内の遺伝的分化は、雄個体の移出入による群間の遺伝子流動と、島嶼内の群れの分布状況により支配されていると考えられる。群れは開放された繁殖系とみなしうることから、島嶼集団の群間分化は距離による隔離、ないしは繁殖集団単位の細分化機構により派生するのであろう。また小島嶼の低

変異性、島嶼集団間の顕著な遺伝的分化、およびスンダ大陸棚内外の異質構造は、島嶼での隔離にともなう遺伝的浮動の影響と、第4紀洪積世の水河期に生じたと考えられる島嶼集団間の遺伝的交流の歴史を反映しているのであろうと議論された。

氏 名	川 本 芳
-----	-------

(論文審査の結果の要旨)

本研究はインドネシアのフィールドにおける試料収集、実験室における多座位電気泳動の変異の検索、および検索データの統計的解析の3つの場面から成る。これらいずれの場面においても申請者の技術は高度のものであり、問題点解明のための的確な方法を駆使していると認められる。従来、霊長類の集団遺伝学的解析はニホンザル以外の種にあっては、主として人工的集団についてなされており、遺伝変異が検索された座位の数も少数にとどまっていた。そのため、自然集団の動態を把握するためには極めて不十分なデータしか得られていなかった。申請者はニホンザルに近縁のMacaca属サルについて精密かつ定量的な分析をおこない、この集団構造を解明し、系統に関しても一定の示唆を与える結果を得たことは高い評価に値すると言える。よって本論文調査委員は一致して、申請論文が理学博士の学位論文として価値あるものと認める。

なお、主論文および参考論文として報告されている研究業績を中心としてこれに関連した研究分野について試問した結果、合格と認めた。

主 論 文

Thesis

インドネシア産カニザルの遺伝的分化
に関する研究

川本 芽

目 次

序文	・・・	1
材料と方法		
・ 試料	6
・ 電気泳動	...	7
結果		
・ 遺伝子頻度の推定	...	9
・ 自然選択に対する遺伝標識 の中立性検定	.	10
・ 集団の交配様式	..	20
・ 群内の遺伝的変異性		22
・ 遺伝標識の分布特徴		26
・ 群間の遺伝的分化	..	31
考察	.	38
要約	53
謝辞	..	56
文献	.	58
図	..	69
表		71

序文

アジア、アフリカ、南米を中心に生息する
霊長類は190種余りに及ぶ (Napier & Napier, 1967)
。遺伝子プールを潜在的に共有する個体の集
合として定義される生物学的種の内部に保有
される遺伝的変異の実態を解明し、その派生
および維持の機構を検討することは、ヒトと
その系統群内に含む霊長類の生態および進化
を研究する上で重要な意義をもつと考えら
れる。

現生霊長類の種内遺伝分化に関するこうし
た集団遺伝学的研究は、マカク類の一種ニホ
ンガル (*Macaca fuscata*) の研究 (Nozawa et al.,
1975a, 1975b, 1982) に代表される。アジアを中心
に生息するマカク類は、現生霊長類の中でも
熱帯から温帯までの環境に広く分布し、16な
、し19種が形態的に分類される (Fooden, 1976,
1982)。本研究は、アジア産マカクの一種カ

ニクイザル (*Macaca fascicularis*) を対象に 1979 年から 1982 年の期間 インドネシア島嶼域において採取した試料をもとに進められた。この地域のカニクイザルを調査した理由は、従来集中的研究が進められてゐるニホンザルとの比較研究を行う上で、分布、社会構造の性格に類似点が多い点にある。カニクイザルは分類的にニホンザルに近縁とみなされ、その分布全域はインドシナ半島南部からマレー半島 フィリピン インドネシアにまたがってゐる。インドネシアのカニクイザルは、マカク類の全分布域の辺縁において島嶼に地理的隔離された存在である点でニホンザルと共通性が認められる。カニクイザルの地域分化に関する生物学的調査は不十分な状況にある。この点は 形態的に分類されるカニクイザル亜種の総数が 厳密な比較調査の不足に原因し、20 から 21 の少数に及ぶことによってもうかがえる (Napier & Napier, 1967; Hill, 1974)。一方、この種においてもニホンザルや他のマカク類

同様、複雄型の群れも社会的な個体の集合単位とすることが社会生態学的研究から知られてゐる (Angst, 1975 ; Crockett & Wilson, 1980 ; Furuya, 1962, 1965 ; Kurland, 1973 ; Poirier & Smith, 1974 ; Southwick & Cadigan, 1972 ; Wheatley, 1982 ; Wilson & Wilson, 1977) 。 アジア、アフリカに分布するオナガザル科霊長類の複雄群型社会構造では、通常雌が出生群で生涯を送るのに対し、雄は出生群を出て別群へ移動する傾向が観察される。従つて群れを転出して他群の雌との生殖に関与する雄は、出自群内の遺伝子も他群に流動させ、群れ分布域全体の遺伝子構成も均一化する働きを担うと予想される。もし群れが高密度に分布し、雄による群間遺伝子流動が頻繁に生じてゐるなら群れ分布域全体に渡るひとつの繁殖集団の形成があるとみなされる。一方、もし地理的な、または人為的要因で群れが互いに隔離されてゐるなら、隔離集団間の遺伝子流動の量は制限され群間に顕著な遺伝的分化が予想される。

複雄群型社会構造を有する霊長類の集団遺伝学的調査は断片的といわざるを得ぬ現状だが、ニホンザルでは群れも単位とする集団構造中に繁殖単位（複数の群れの集合体）の著しい分節細分化傾向が示唆されている（Nozawa et al., 1982）。パキスタンのアカゲザル（*Macaca mulatta*）調査では、群れが繁殖に関し開放された系も形成することが判明している（Melnick & Pearl, 1982）。アフリカに生息するベルベットモンキー（*Cercopithecus aethiops aethiops*）の場合、エチオピア ケニアの2地域で、変異の均一分布と群間の低遺伝分化が観察されている（Turner, 1981; Dracopoli et al., 1983）。アフリカ産のヒヒ類においては、マントヒヒ（*Papio hamadryas*）、ゲラダヒヒ（*Theropithecus gelada*）の集団遺伝学的調査（Shotake et al., 1977; Shotake & Nozawa, in press）が知られるが、これら2種のヒヒには特異的に重層型社会構造が認められるため、複雄群型霊長類との比較と直接に行うことは難しい。複雄群型のヒヒでは ケニアのキ

イロヒヒ (*Papio cynocephalus*) の調査において雄の群間移出入と性年齢特異的行動様式が群間の遺伝的分化に強く影響すると示唆されている (Ober et al., 1978; Olivier et al., 1974)。

本研究は、電気泳動法により識別される血中タンパクの多型を遺伝標識に用いて群内の内部および群れ間にまたがる遺伝的変異を判定、定量し、インドネシア産カニクイザルの遺伝的分化にみられる特性を解明しようとするものである。

材料と方法

試料

本研究では、群れより任意に抽出した個体から血液を採取し、電気泳動法により識別される血中の酵素、非酵素タンパク質の多型を遺伝標識として各群れの遺伝子構成を推定した。供試された試料は、1979年1月より1982年2月にかけて、インドネシア共和国のスマトラ、ジャワ、バリ、ロンボク、スンバワ5島の19地点に生息する29群より採取した計456個体の血液試料である。採材地点を第1図に、試料の内容を第1表に示す。試料は群れの生息地においてナイロネットを用いたグループトラップ（通常サイズ6×6×2 m）を建設し、トラップ内でサル達を一時的に飼付けた後捕獲し、ketamine hydrochloride を筋注した麻酔下において採取した。採血時 sodium

heparin で凝固阻止した血漿は Kubota ポーテアル遠心機モデル KC-25A で 3,000 回転 / 分 10 分間遠心処理し、血漿、血球分画に分離した。血球分画は 0.86 % 生理食塩水で 2 回洗浄して血漿の残余を取り除き、白血球分画も洗浄後に取り除いた。分離後の試料は電気泳動分析に供す子で、 -20°C 下で凍結保存した。

電気泳動

電気泳動法により遺伝的変異を検索した血中タンパクは 29 種 (12 種の血漿タンパク、17 種の赤血球タンパク) で、これらのタンパクの合成には少なくとも 33 遺伝子座位の関与が予想される。これらの遺伝子座位のリストを第 2 表に示す。

各タンパク遺伝子座位の変異検索法は、

Kawamoto & Ischak (1981) に引用された報告に基づいたデングァーゲル電気泳動法、寒天ゲル電気泳動法を用いたが、血漿トランスフェリン、

血漿チロキシン結合性フォルアルブミンの2種タンパクについては、Gahne et al. (1977)のポリアクリルアミドグラディエントゲルによる検索法も一部改良して分析を行った。改良内容の詳細は Kawamoto (1982)に報告されている。

尚 供試した血液試料の採取および電気泳動分析の一部については インドネシア国内において インドネシア大学理学部生物学教室 Tb. M. Ischak 講師 と Jatna Supriatna 講師 との共同作業を行い、他の電気泳動分析、結果の統計解析は京都大学霊長類研究所において川本が担当した。

結果

遺伝子頻度の推定

血液タンパクの泳動パターンから個体毎に該当する遺伝子座位の遺伝子型を判定し、この記録をもとに群れの遺伝子頻度を推定した。観察されたタンパク型は、ヘモグロビン α 鎖の例を除きそれら変異が共優性様式の遺伝支配を受けているとみられたので、単純カウント法により各対立遺伝子の頻度を算定した。カニクイガルのヘモグロビン α 鎖の合成には重複した少なくとも2つ以上の遺伝子座位の支配が及ぶことが知られている (Barnicot et al., 1970)。従ってここではヘモグロビン α 鎖を支配する2つの遺伝子座位 ($Hb\alpha-I$ 座位、 $Hb\alpha-II$ 座位) を考え家系分析の結果 (Smith & Ferrell, 1980) を参考に、 $Hb\alpha-I$ 遺伝子座位において共優性型の2つの対立遺伝子 ($Hb\alpha-I^1$ 、

Hba-I⁴) Hba-II 遺伝子座位に劣性対立遺伝子 Hba-II⁰ と優性対立遺伝子 Hba-II² を想定した。

Hba-II 遺伝子座位の対立遺伝子頻度は平方根法を用いて計算した。

検索対象となった 33 遺伝子座位のうち、1 群以上に何らかの変異が観察されたのは 17 遺伝子座位であった。これら 17 座位で各群について得られた推定頻度を第 3 表に示す。

自然選択に対する遺伝標識の中立性検定

群間の遺伝的分化も個体の移動による遺伝子流動と群間の隔離との関連で検討するには、使用する遺伝標識が自然選択に対して中立性をもつか否かもテストすることが重要である。というのはもし自然選択に対する中立性の帰無仮説が棄却される標識が含まれるなら、これを使って導かれる結果は自然環境要因に影響され、集団本来の繁殖構造の性格も反映したものであることは断定できないであろう。

こゝでは中立性を判定するため2種類の検定法を採用した。ひとつは、自然選択による集団内多型維持機構の代表といえるヘテロ接合体の選択的優位性(超優性)に関する検定法で、他のひとつは標識座位間の遺伝子頻度分化の不均一性により自然選択作用を判定する Lewontin-Krakauer の検定法 (Lewontin & Krakauer, 1973) である。

(i) ヘテロ接合体優位性検定

群内の個体が任意交配していると仮定されるなら、ヘテロ接合体の選択的優位性は、その観察数が Hardy-Weinberg 法則から期待される数を上回るか否かを検定することにより判定できる。Hardy-Weinberg 法則からのずれを検定する方法はいくつかあるが、ここでは Levene (1949) の方法を用いた。

いま、 y_{ij} を第 i 番目の群れから抽出した n_i 個体に観察された第 j 番目の対立遺伝子の数とし、そのホモ接合体の観察数を h_i と

する。 Hardy-Weinberg 法則下で期待される二の対立遺伝子のホモ接合体の数 H_i とその分散 σ_i^2 の近似値は

$$H_i = \frac{C_i - 2 n_i}{4 n_i - 2} \quad \dots \quad (1)$$

$$\sigma_i^2 = \frac{1}{4n_i^2} \left\{ C_i(n_i+2) + C_i^2 \left(\frac{2n_i+5}{8n_i^2} \right) - D_i \left(\frac{n_i+2}{n_i} \right) \right\} - \frac{1}{2} \quad \dots \quad (2)$$

但し、ここで

$$C_i = \sum_j Y_{ij}^2, \quad D_i = \sum_j Y_{ij}^3 \quad \dots \quad (3)$$

もし自然選択作用が存在する場合には調査したすべての群れで同様に働くと仮定すると、 Dobzhansky & Levene (1948) の用いた方法に従って調査群全体に渡るヘテロ接合体優位性が検定できる。いまホモ接合体の観察値総数 h 、期待値総数 H とその分散 σ^2 を

$$h = \sum_i h_i \quad (4)$$

$$H = \sum_i H_i \quad (5)$$

$$\sigma^2 = \sum_i \sigma_i^2 \quad (6)$$

とする。ここで正規変数 t

$$t = \frac{h - H}{\sigma} \quad (7)$$

も算定し、もし、以下の確率 P が特定の有意水準を下回るならば、ヘテロ接合体が期待値より有意に多いとみなして中立性の帰無仮説を棄却する。

$$P = \int_{-\infty}^t \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp(-x^2/2) dx \quad \dots\dots (8)$$

検定結果も第4表に示す。Hb α -II遺伝子座位では電気泳動パターンからヘテロ接合体とホモ接合体を区別してカウントできぬため、第4表にはこれを除いた16座位の結果がまとめられている。また、調査群のうち特定座位において変異の検出されなかった群は集計から除外して、この正規変数 t の算定に用いた群の数は遺伝子座位毎に異なっている。検定の結果、血漿トランスフェリン(TF)座位が5%の有意レベルを僅かに下回る($P = 0.043$)以外、他の変異座位では有意なヘテロ接合体優位性は帰結できない。1%の有意

レベルでは、使用する遺伝標識のいずれに
 ついても中立性仮説を棄却することはできな
 い。

(ii) 座位間頻度分化の不均一性検定

群間の遺伝的分化が自然選択とは無関係な
 、繁殖構造に起因する変化のみであると考
 えられるなら、この変化は全遺伝子座位の全遺
 伝子の頻度分化の画一性を保証する。もし
 特定座位の遺伝子に特異的に働く選択圧が存
 在するなら、この影響は遺伝子頻度分化の座
 位間不均一性に反映されると期待される。

Lewontin & Krakauer (1973) は、集団間の遺伝子頻
 度分化を測定する固定指数 F_{ST} (Wright, 1951,
 1965) を複数座位で計算し、お互いの均一性
 が支持されない場合に自然選択圧の存在を帰結
 する中立性検定法を考案した。ここでは、群
 内を個々の集団に想定し変異を観察された
 17座位について F_{ST} を計算した。

いま各座位で最大の群内平均頻度ももつ
 対立遺伝子の平均頻度も \bar{p} とし、群間でのと

の頻度分散を σ_p^2 とすると、

$$F_{ST} = \frac{\sigma_p^2}{\bar{p}(1-\bar{p})} \dots\dots (9)$$

分散 σ_p^2 は、観察値分散 $\sigma_{p_0}^2$ からサンワリントンに原因する分散 $\sigma_{\delta p}^2$ (群れ毎に計算された分散の算術平均) を引いた値として計算される。各座位について求めた F_{ST} 値と各分散値も第5表に示す。表中 血漿アルカリ性フォスファターゼ (Alp) 座位では、サンワリントンに原因する分散が観察値分散より大きくなったため、分散 σ_p^2 を0に置換した。もし個々の遺伝子座位において F_{ST} 算定に用いた遺伝子の頻度分布に正規性が仮定できるなら、 F_{ST} の分散期待値 σ_F^2 は

$$\sigma_F^2 = \frac{2\bar{F}^2}{n-1} \dots\dots (10)$$

で与えられる。但し、ここに \bar{F} は F_{ST} の平均値、 n は群れの数も示す。 F_{ST} を算定した標識の数も m とすると F_{ST} の分散期待値 σ_F^2 に対する分散観察値 s_F^2 の比は $\chi^2/(m-1)$ に従

った分布をする。

Robertson (1975) は、比較する集団の系統関係が、共通祖先からの放散様式に従わぬ限り Lewontin-Krakauer 検定法では F_{ST} の分散期待値 σ_F^2 が過小評価されることを指摘し、集団の系統分岐様式による分散成分の増分を考慮した補正值 $\sigma_F^{2'}$ も導入した。こゝで

$$\sigma_F^{2'} = 2 \bar{F}^2 \left(\frac{1}{n-1} + V_{r'} \right) \dots\dots (11)$$

(11)式括弧中の $V_{r'}$ は、系統分岐の影響を評価する補正項である。 $V_{r'}$ を求めるため、こゝでは Robertson (1975) に従って2つの方法を採用した。第1の方法は、 $V_{r'}$ を比較する群れの n 対の遺伝相関 (r) を平均値 \bar{r} の相関 (r') に変換した値の分散として算定する。群れの系統分岐は、群間の遺伝的距離から描かれた枝分かれ図で評価し、群れ n 対の遺伝相関 r は、枝分かれ図の共通祖先からの枝の長さに対し、比較 n 対が共有する枝の長さが占める割合として計算した。全比較 n 対の平均

値 \bar{r} を用いて $r' = (r - \bar{r}) / (1 - \bar{r})$ と r' も算定し、その分散も $V_{r'}$ とする。群れの系統分岐の評価は、用いる遺伝的距離の種類、枝分かれ図の描き方によって変わるので、ここでは Robertson の遺伝的距離 (第(12)式) (Robertson, 1975)、Nei の遺伝的距離 (Nei, 1972) の2種を用いて、unweighted pair-group 法 (Sneath & Sokal, 1973) で枝分かれ図を描いて $V_{r'}$ 値も別個に算定した (但し、Nei の遺伝的距離は、全遺伝子頻度データと、 F_{ST} 算定に用いた標識遺伝子のみの頻度データの2通りについて計算した)。第2の方法は Robertson の遺伝的距離 d の変異係数 Cd より $V_{r'}$ の近似値を求める方法である。いま P_{ij} 、 P_{ik} をそれぞれ第 j 番目の群れ、第 k 番目の群れにおける第 i 番目の標識遺伝子の頻度とし、群れ全体に渡るとの遺伝子の平均頻度を \bar{p}_i とすると、

$$d = \frac{1}{m} \sum_i \{ (p_{ij} - p_{ik})^2 / \bar{p}_i (1 - \bar{p}_i) \} \quad (12)$$

$$V_{r'} = Cd^2 - \frac{2}{m} \quad (13)$$

Lewontin-Krakauer の原法および Robertson の補正法により F_{ST} 統計量の標識遺伝子間不均一性を検定した結果を第6表に示す。Lewontin-Krakauer の原法を採用すると、高度に有意な不均一性が結論され、中立性仮説が棄却される。一方、Robertson の補正法を採用すると、いずれの方法からても有意な不均一性は結論されず、中立性仮説は棄却されない。調査対象となったインドネシアの5島のカニガザル群の系統分岐を考える時、Robertson の考慮した段階的分岐の方が現実に近いと予想される。従って、補正法の結果に基づき、 F_{ST} の座位間不均一性は帰結できず、標識遺伝子の中立性仮説は支持されるものと解釈するのが妥当と考えられる。なお、第6表において、2種類の遺伝的距離の間で Robertson の補正成分 v_r 値は違っており、 χ^2 の値は Nei の遺伝的距離を用いた場合の方が、Robertson の遺伝的距離を用いた場合より大きくなった。Nei の遺伝的距離が進化時間に比例した遺伝的分化を定量する上で優

れた性質をもつことを考えると、Robertsonの遺伝的距離を用いた中立性検定においては、集団の系統分岐を考慮した F_{ST} 分散期待値の増分補正が過剰に行われている可能性があるかもしれない。

以上の検定の結果 使用する遺伝標識が自然選択の影響を受けているという積極的な証拠は見出されな。かりに何らかの選択作用が存在するとしても、それは標識が近似的に中立であるといえることを許す程度に小さいものであろう。なお、以後の分析では、ヘテロ接合体優位性検定において5%レベルで有意と判定された唯一例、トランスフェリン座位も、仮説棄却レベルにかろうじて達する程度なので、他の標識と共に使用することにする。

集団の交配様式

集団内の個体が任意交配するか否かは、Hardy-Weinberg 法則から期待される各表現型の出現値と観察値を比較して判定できる。ここでは集団として、個々の群れ、同地点に生息する隣接群の集合、行政区である州より抽出した個体の集合、の3カテゴリーに、任意交配の可能性を検討した。隣接群に関する検討は、Gunung Meru、Pangandaran Mendit Pulaki、Sangeh、Kukuh、Gunung Pengsong、Ai Beta、Semongkat の9地点について行った。また、州の集団については Kawamoto & Ischak (1981) に報告された、Bengkulu、South Sumatra、Lampung、West Java の4州の結果を用いた。カニクイザルの群れサイズは通常数十個体程度であるため、特に第1のカテゴリーについては、一般的な χ^2 検定法を採用するには試料数が少ないことが問題となる。そこで検定の信頼度は多少下がるが、少数試料に適用可能な Nass の χ^2 検定法 (Nass, 1959) を

採用し、算定された非整数自由度に対応する有意レベル χ^2 値は、Gilbert (1977) に従って計算した。第1のカテゴリ－群れ内の任意交配検定結果も第7表に示す。29群16遺伝子座位に渡り、 χ^2 値は108例にわたって算定した。この結果、表現型の出現が Hardy-Weinberg 法則の期待から有意に逸脱する例は血漿トランスフェリン (Tf)、赤血球酵素フォスフォグルコム7-ゼ II (PGM-II)、赤血球酵素エステラーゼ (CellEs) の3座位で4例 (3.7%) 見出された。しかし、標識座位の χ^2 値も群れ毎に合計して判定した結果では、すべての群れにわたって任意交配の帰無仮説は棄てられず、群れ内の個体は任意に交配すると結論された。第2のカテゴリ－、隣接群の集合においても、39検定例中 PGM-II、CellEs の2座位で2例 (5.1%) 期待値からの有意なずれが認められたが、対象となった9地点の集団各々について、は集団内個体は任意交配するものと結論された (第8表)。第3のカテゴリ－州の集

団については、32検定例中、血漿プロテアーゼインヒビター (Pi)、CellEs の2座位で2例 (6.3%) 有意な期待値から α ずれが認められ、4州の集団中 West Java 州の集団で集団内任意交配の帰無仮説が棄却された (第9表)。

以上の結果から、遺伝子型頻度分布から判定する限り、インドネシア産カニガザルの繁殖単位は少なくとも調査された隣接群全体の生息域内において、個体の任意な交配を許す程度の広がりをもつものと予想される一方、州全体の広がりにも及びると結論することは難しい。

群内の遺伝的変異性

群内の内部に保有される遺伝的変異性を定量するため、検索座位総数に占める多型座位の比率 (P_{poly})、個体当りの平均ヘテロ接合体の期待確率 (\bar{H})、座位当りの対立遺伝

子の有効数 (n_e) を各群れについて算定した。1群以上で何らかの変異が観察された遺伝子座位は検索した33座位中17座位であったが、 P_{poly} の計算においては多型座位も、群内の対立遺伝子頻度の最大値が0.99を越えぬ座位と定義した。また、 P_{ij} を第 i 遺伝子座位の第 j 対立遺伝子頻度とすると、

$$\bar{H} = 1 - \left(\sum_i \sum_j P_{ij}^2 / 33 \right) \dots\dots (14)$$

$$n_e = 1 / \left(\sum_i \sum_j P_{ij}^2 / 33 \right) \dots\dots (15)$$

算定結果も第10表に示す。

P_{poly} は平均 12.22 %、範囲 3.03 % ~ 30.30 %、 \bar{H} は平均 3.84 %、範囲 1.23 % ~ 8.22 %、 n_e は平均 1.0402、範囲 1.0125 ~ 1.0896 となった。平均値で比較すると、インドネシア産カニワザルの群内には、Nevo (1978) に示された哺乳類の地域集団当りの標準レベル ($P_{poly} = 14.7\%$ 、 $\bar{H} = 3.59\%$) に匹敵する遺伝的変異性が保有されている。一方、他の複雄群型霊長類の調査結果と比較すると、群内の変異性

レベルは、スリランカに生息するマカク類ト
クモンキー (*Macaca sinica*) のレベル ($\bar{H} = 7.8$
% (32座位の検索)) (Shotake & Santiapillai, 1982
) より低く、ニホンザルのレベル ($\bar{H} = 1.3$
% (32座位の検索)) (Nozawa et al., 1982) より
高いといえる。

一方、群内変異性のレベルを調査した5島
の群れで相互に比較すると、島間に差異が認
められる。スマトウの群れでは平均で $P_{poly} =$
18.94 %、 $\bar{H} = 5.66$ %、 $n_e = 1.0603$ 、ジャワの群
れでは平均で $P_{poly} = 11.11$ %、 $\bar{H} = 4.23$ %、 $n_e =$
1.0443 とジャワの P_{poly} 平均値を除き群内変異性
が29群全体の平均値を上回っている。これは
は逆に、バリの群れでは平均で $P_{poly} = 11.36$ %
、 $\bar{H} = 2.46$ %、 $n_e = 1.0253$ と群内に保有される
変異性が少し少ないとがうかがえる。またロ
ンボワの群れでは平均で $P_{poly} = 11.36$ %、 \bar{H}
= 3.23 %、 $n_e = 1.0334$ 、スンバワの群れでは平
均で $P_{poly} = 10.82$ %、 $\bar{H} = 4.41$ %、 $n_e = 1.0462$
と中間的な変異性レベルにあると、える。以

上の結果は、インドネシア産カニワザルの分布域内で、バリ、ロンボク、スンバワの小島嶼に隔離された集団における集団内変異の低減傾向があることも示唆する。しかし、相対的に高い変異性レベルを示すスマトラ、ジャワの群れの中にジャワの Jatibarang 群において例外的に低変異性が認められる。この原因はおそらくこの群れの特異な生息状況に関連すると思われる。捕獲調査時、Jatibarang 群の社会的性比（オトナオス：オトナメス）は14：13であった。これは、この群れが他群から地理的な、しは生態的に強い隔離を受けているため、雄の群れ移出が制限された結果であろうと予想される。従って、この群れの低変異性を説明するひとつの可能性は、小島嶼の群れと同等、あるいはそれ以上にこの群れのメンバーが小サイズの繁殖集団の構成員になっていると考えることである。

遺伝標識の分布特徴

インドネシア島嶼域にみられる変異の地理的な分布には、2つの様式が大別される(第3表を参照)。ひとつは、島を越えて広い地域に変異が分布するタイプで、この典型は、血漿プロテアーゼインヒビター(Pi)、血漿トランスフェリン(Tf)、血漿チロキシン結合性プロアルブミン(TBPA)、ヘモグロビン α -II(Hb α -II)、赤血球酵素イソクエン酸脱水素酵素(IDH)遺伝子座位の変異遺伝子に観察される。この広域分布型の変異では一般にバリ、ロンボク、スンバワの東部小島嶼のいくつかにおいて消失ないしは出現頻度低下の傾向が認められる。もうひとつの様式は、特定の群れないしは地域に変異が局在するタイプである。このタイプの分布様式は、変異の出現頻度から更に3つに細分できる。その第1は、ヘモグロビン α -I(Hb α -I)、ヘモグロビン β (Hb β)、赤血球酵素フォスフォヘ

キソースイソメラーゼ (PHI)、赤血球酵素
 フォスフォケルコムターゼ I および II (PGM-I
 、 PGM-II)、赤血球酵素 NADH 依存性ディアル
 ラーゼ (Dia)、赤血球酵素酸性フォスファ
 ターゼ (Acp)、血漿酵素アルカリ性フォスファ
 ターゼ (Alp) 遺伝子座位の変異遺伝子に観
 察される局所に稀に出現するタイプである。

第2のタイプは、血漿アルブミン (Alb)、赤
 血球酵素6ケルコースリン酸脱水素酵素 (PGD) 遺伝子座位の変異遺伝子に観察される
 北スマトラの Belawan 群のみにおいて高頻度で
 出現するタイプである。第3のタイプは、赤
 血球酵素エステラーゼ (CellEs)、赤血球酵素
 乳酸脱水素酵素 A (LDHA) 遺伝子座位の変異
 遺伝子に観察される一局所に高頻度で出現し
 、別局所で低頻度で出現するタイプである。

遺伝的変異の出現を定性的に判定するため
 、調査地域内にみられる遺伝標識分布の均一
 性を Cochran の Q 検定法を用いて検定した。こ
 こでは個々の群れに変異の観察される座位

が存在するか否かと、特定変異遺伝子が存在するか否かの2通りの標識基準を設定した。但し、いずれの基準においても、群れ当りの試料数が少なすぎて、本来存在する標識も存在しないと判定する誤りを防ぐため、10個体以上の試料が得られた群れのみに対象を選択した。また、標識の出現事象間には相関がないものと仮定し、標識が存在する場合には1、しない場合には0のスコアを与えて2統計量を計算した。検定結果を第11表に示す。設定した2つの標識基準、いずれの場合においても、調査全域の変異出現は有意に不均一であると帰結された。つまり、インドネシア産カニワザルにみられる変異分布の第1の特徴として、出現変異の分布不均一性が指摘される。同様の検定も各島嶼毎に行ったところ、ジャワ島内においても有意に分布が不均一であると結論された。この結果は、ジャワ島のカニワザルの群間分化が変異出現の存否の性格の差異にまで大きく及んでいることを示唆

する。

次に、変異出現の量的差異、つまり遺伝子頻度の地理的分布にみられる傾向を検討する。調査した29群の生息地19ヶ所は、スンダ諸島の弓状島嶼列に分布する(第1図)。そこで、ここでは経度をX座標、緯度をY座標とした平面上の2次曲線を仮想的スケールとして、群れの遺伝子頻度の空間分布をこの曲線上に集約する。19地点の経度、緯度(第1表)より2次回帰式 $Y = -518.215 + 9.137 X - 0.040 X^2$ が求められる。群れの生息地に対応する回帰曲線上の代表点は、生息地への最小距離を与える点として決定した。この仮想的なスケールを用いて直線回帰分析により、群れ間の地理的な隔たりに従った標識遺伝子頻度の連続的な変化、つまり勾配傾向が存在するか否かを判定した。地理的な隔たりは、調査の最北点に位置する北スマトラ Belawan 群のスケール上代表点を起点とし、そこからの曲線距離を Simpson の積分公式により計算して求めた。炭

密に言えば、この仮想的スケールを用いると緯度の変化に伴って経度1度当りの地表面の弧の長さ L が変化して、地点間距離の測定値に誤差が含まれることになるが、この変化の中は調査全域で経度1度当り納1 kmに過ぎないので、結果に対する誤差の影響は無視しうるほど小さいと判断し補正も行われなかった。結果も第12表に示す。計算された回帰係数の有意性をF検定で判定したところ、調査全域では17座位中11座位に5%レベルで有意な勾配傾向が認められた。調査地点の数が不十分とも考えられるため、危険率を0.1%として同様の判定を行っても2座位(Tf 、 $LDHA$)では勾配傾向が検出された。また、スンダ大陸棚上の島々として、調査地域の中で地史的に近縁な関係にあるスマトラ、ジャワ、バリ3島について同様の検討を行うと、5%レベルで10座位、0.1%レベルでも3座位(Tf 、 $Hba-II$ 、 IDH)に有意な勾配傾向が認められた。以上の結果より、インドネシア産カニガイザル

にみられる変異分布の第2の特徴として、変異の分布の一部に頻度の地域的な連続変化、つまり勾配の傾向が存在すると指摘される。

群間の遺伝的分化

インドネシアにおける現在のカニワイザルの分布は、海峡による生息地の分断により島嶼集団間の地理的隔離が顕著である。個体が海峡を渡って他の島へ移動するとは通常考えられなものの、島嶼への地理的隔離の影響は群間の遺伝的分化に強く働いていると想像される。従って、この地域の群間遺伝的分化を検討するには、全体集団中に島嶼に対応した分集団を想定してその分化を定量する必要があると考えられる。そこで、この分節化した集団構造のモデルとして第2図に示した構造を考え、この構造に従った群間分化の定量を行う。この構造モデルでは、全体集団は島嶼

集団に分節化し、各島嶼集団は更に群れに分節化した重層形態をもつ。分節化した集団の遺伝的分化を測定する方法としては、Wright の F 統計量による定量が広汎に採用されているが、今回の結果には 1 遺伝子座位に 3 つ以上の対立遺伝子が検出される例がいくつか含まれるため、結果の全情報を集約するにはこの統計量では不十分と判断される。そこで、F 統計量も複対立遺伝子の分析に拡張した G 統計量 (Nei, 1973) を用いて以後の解析を進める。この方法では、平均ヘテロ接合体の期待確率と同義の統計量 H で構造単位集団内の遺伝子頻度分化を定量し、上位構造単位集団内と下位構造単位集団内の頻度分化量の差を下位構造単位集団間の頻度分化量と定義する。

いま、全体集団、島嶼集団、群れ、各々内部の平均頻度分化量をそれぞれ H_T 、 H_S 、 H_C とし、全体集団中の島嶼集団間および島嶼集団中の群間の平均頻度分化量をそれぞれ D_{ST} 、

D_{CS} とすると、

$$H_T = H_C + D_{CS} + D_{ST} = H_S + D_{ST} \quad \dots\dots (16)$$

構造単位となる集団間の相対的な遺伝的分化量は、 $G_{CS} = D_{CS}/H_S$ により島嶼集団に占める島嶼内群間分化の割合、 $G_{CS(T)} = D_{CS}/H_T$ により全体集団に占める島嶼内群間分化の割合、 $G_{ST} = D_{ST}/H_T$ により全体集団に占める島嶼集団間分化の割合、として定量できる。定量結果も第13表に示す。調査対象29群により想定される全体集団において、 H_T は 0.0827 となった。この値は、この地域のカニザルが第2図にモデル化された集団構造をもつときの種全体の平均ヘテロ接合体の期待確率とみなしうる。この値は、ニホンザル ($H_T = 0.0119$) (Nozawa et al. (1982) より算定)、ケニア産ベルベットモンキー ($H_T = 0.0336$) (Dracopoli et al., 1983) の場合を上回り、トクモンキー ($H_T = 0.0876$) (Shotake & Santiapillai (1982) より算定) に匹敵する高い値とみなされる。第13表から指摘されるイ

シドネシア産カニクイザルの群間分化の顕著な特徴は、島嶼集団間に著しい遺伝的分化が存在すること、 G_{ST} は 41.3 % に達する。島嶼性マカク類として類似した集団構造の考えられるニホンザルの場合では、Nozawa et al. (1982) にある本州、九州、四国の群れデータをもとに計算した G_{ST} は 2.7 % と低い値を示す。従って、ニホンザルとカニクイザルの群間遺伝的分化の様相は、生息地を島嶼に分割されるという構造の類似性にも拘らず、その性質が異なると予想される。島嶼集団間の遺伝的分化と比べると、カニクイザルの島嶼内群間の相対的な平均分化量は $G_{CS(T)} = 10.32\%$ と低い。同様の傾向はスンダ大陸棚上の 3 島集団にについても観察され、 $G_{CS(T)} = 14.35\%$ は $G_{ST} = 31.68\%$ より小さい。一方、各島嶼毎に島嶼内群間の相対的な平均分化量を G_{CSi} 値で比較すると、小島嶼バリ、ロンボク、スンバワにおける群間分化はスマトラ、ジャワより小さい。 G_{CSi} の最大値はジャワ島で観察されるが、

二の結果は先の島内変異出現分布の不均一性（第11表）からの予想と一致し、調査した5島中、この島の群間分化が特に著しいことを示唆する。

群間の遺伝的分化の絶対量は、(16)式のD統計量で近似的に査定できるが、他生物の集団調査結果と比較する上では Nei の遺伝的距離 D (Nei, 1972) を計算する方が有効である。算定結果も第14表にまとめた。隣接群間の遺伝的距離（平均 $D = 0.0049$ ）は一般的に同島内非隣接群間の距離（平均 $D = 0.0099$ ）より小さく

またこれら同島内群間の遺伝的距離は一般的に別島群間の距離（平均 $D = 0.0583$ ）より小さい。この結果は、いずれの場合も前者にみられる遺伝的分化が後者より低いことを意味する。別島群間の高い遺伝的分化の代表は、2島比較で最大の平均群間距離も記録したバリヒスンバワで、その分化量（平均 $D = 0.1059$ ）はマカリ類の2種、アカゲザル、ニホンザルの種間の分化量（ $D = 0.0985 \sim 0.1218$ (Nozawa

et al., 1977)) に匹敵する値となっている。また、2島の群間分化も比較すると、バリ、ロンボク、スンバワの小島嶼を含む比較例で、しばしば大きな遺伝的距離が認められる。この原因は、小島嶼へ地理的に隔離された集団において遺伝子浮動の働きにより集団の遺伝子構成が変化している可能性に求めることができる。これらの小島嶼で推定された群内変異性レベルが相対的に低いという先の結果(第10表)からもこの予測は支持される。

最後に 群間の遺伝的分化と群れ間の地理的な隔たりの関係を検討する。遺伝的距離で測定された群間分化がもし群れ間の地理的距離と相関しな場合には、比較されたお互いの群れは独立した繁殖集団に属し、両者の間の遺伝的交流はなにもないと予想される。ここでは、調査した群れのすべてのペアについて生息地間の地理上直線距離(km)を測り、Nei の遺伝的距離との相関係数を算定した(第15表)。この結果、5島29群の比較では異

なる島の群間の遺伝的分化は地理的な隔たりとわずかに負の相関を示す一方、同じ島に生息する群れの間では強い正の相関が認められた。更に、同様の検討をスンダ大陸棚上に位置するスマトラ、ジャワ、バリ3島の18群について行ったところ、先の結果に反して異なる島の群れの間でも強い正の相関が認められた。この結果は、カニクイガル集団の遺伝的分化の構造がスンダ大陸棚内部地域と外部地域で異質であることを示唆する。

考察

本研究に用いたタンパク多型標識遺伝子の変異が自然選択に強く支配されるという積極的な証拠は得られなかった。しかし、ここで採用した中立性の検定は、その効力が十分高いとはいえる。カニクイザル集団のタンパク多型が自然選択圧により維持されていると考える研究もあるが (Darga et al., 1975 ; Weiss & Goodman, 1972 ; Wheatley, 1980a) 、こうした研究でも選択の具体的要因と選択の証拠は明確でない。今回の中立性検定の問題点は、前提の設定のしかた および検定原理に含まれる循環論的矛盾について指摘しうる。第1の検定、ヘテロ接合体優位性の検定では、自然選択が作用する場合にほ個々の遺伝子座位についてどの地域の群れでも作用が同様であると前提を置いた。従って、自然選択作用の性格に地域差が存在するならば、この検定法は自然選択

の可能性を吟味するのに有効ではない。しかし、各群れの各遺伝子座位毎に Levene の方法も適用しようとするなら、試料数の不足に起因する検定効力の低下はまぬがれない。第2の検定、座位間頻度分化の不均一性検定では先に Robertson の補正を採用する方が力強いザルではふさわしいと述べた。しかし、この補正において群れの系統分岐も遺伝的距離の計算から評価すること、標識の中立性を検定することの間に、循環論的立論の矛盾が含まれる。タンパク遺伝子の頻度データから群れの系統を枝分かれ図を描いて評価するとき、枝分かれ図が真に生物系統を反映するかはタンパク分子の進化速度が一定であるか否かに依存する。分子進化速度が一定と仮定することは、タンパク分子内のアミノ酸置換が自然選択に対し中立で、突然変異の機会的固定のみによって支配されると前提していることと同義になる。従って、検定しようとする選択に対する中立性が前提として用いられてい

ることになる。理想的には、分子データ以外の情報から群れの系統を評価できればよいのだが、残念ながらこうした情報も古生物学ないしは生物地理学の研究に求めることは不可能である。

カニワザルの生態・社会に関する長期観察研究は十分とはいえないが、従来の研究成果は今回の結果を解釈する上でいくつかの重要な示唆を与えてくれる。Angst (1975) はバリ、ジャワで観察も行い、カニワザルの社会の基本形態は他のマカク類に共通するとの意見を述べている。カニワザルでは、複数のオトナオスとオトナメスを含む複雄群型の群れも形成することが一般的である (Angst, 1975 ; Crockett & Wilson, 1980 ; Furuya, 1962, 1965 ; Kurland, 1973 ; Poirier & Smith, 1974 ; Southwick & Cadigan, 1972 ; Wheatley, 1982 ; Wilson & Wilson, 1977)。また群れ内の個体には社会的順位関係が認められる (Angst, 1975 ; Furuya, 1965 ; Koyama et al., 1981 ; Wheatley, 1982)。群れの構成には通常オトナメスの数がオトナオス

の数も上回る傾向が認められる。群れ内のオトナオス数が少ない原因は、群れ外に雄の単独個体（ソリタリー）および雄カルーゴが存在することによって説明される（Crockett & Wilson, 1980 ; Furuya, 1965 ; Poirier & Smith, 1974 ; Wheatley, 1980b, 1982 ; Wilson & Wilson, 1977）。Wheatley (1982) は東部ボルネオの Kutai のカニクイザル群で、群外からのオトナオス移入に伴うリーダー雄の置きかわりも2例観察している。同様の現象は、西部スマトラの Gunung Meru 群（小山直樹博士、乗越皓司博士よりの私信）、バリの Ubud 群（川本、Ischak の観察）でも発見されている。群間を移動し、出生群外で生殖に関与する雄が存在することは、雄個体を介した群間の遺伝的交渉、つまり群間の遺伝子流動があることも意味する。野外での局所的な観察結果では、隣接する群れのホームレンジは互いに重複し（Angst, 1973, 1975 ; Crockett & Wilson, 1980 ; Fittinghoff & Lindburg, 1980 ; Poirier & Smith, 1974 ; Wilson & Wilson, 1977）、群間の社会的交渉から群れ間に

優劣関係が認められている (Angst, 1975)。

Angst (1973) は群外個体に対する群れの寛容度も群れ構成員でない個体も群れに導入して試験し、カニクイザルの群れは非構成員に対し高い寛容を示すと結論しているが、これを一般的とみなすかには疑問が残る (Poirier & Smith, 1974)。もし隣接する群れ間で頻繁に繁殖に関与する雄個体の移動が存在するならば、これらの群れの遺伝子構成はこの遺伝子流動に起因して均一になりやすく、全体がひとつの任意交配集団を形成する傾向が強いと判断できる。集団の交配様式に関する今回の結果(第8表)はこの予想も支持する。つまり、個体の社会的な集合であるカニクイザルの群れは、その繁殖に関し外部に開かれた系とみなされると共に、繁殖単位集団の一部もなす存在であると考えられる。この問題に関連し、隣接群間の個体移出入率も試算する。いま、群れの集合も仮想的な全体集団と考え、ひとつの群れは全体集団から任意に抽出され

た個体で世代当り m の割合で置き換えられると仮定する。この集団構造は島模型 (Wright, 1943, 1965) として知られ、群間移出入率 m は以下の式により推定できる。

$$m = 1 - \sqrt{\frac{2N F_{ST}}{(2N-1) F_{ST} + 1}} \dots\dots (17)$$

但し、 F_{ST} は(9)式により定義され、 N は隣接関係にある群れの有効サイズである。標識遺伝子の頻度データから、隣接群を調査した9地点 (Gunung Meru, Pangandaran, Mendit, Pulaki, Sangeh, Kukuh,

Gunung Pengsong, Ai Beta, Semongkat) について計算され

る F_{ST} の全平均値は 0.041935 となる。 N の推定

は、ニホンザルについて Nozawa (1972) が提

示した公式に従い、群れのセンサスサイズの

1/3 として近似することかできよう。残念ながら

ら、9地域各群について正確な群れサイズ

が確認できていないので、ここではおおまか

な m の推定値を得るために他の研究者の報告

より「ニホンザル平均群れサイズ」= 18 (

Crockett & Wilson, 1980 ; Kurland, 1973) を採用して $N =$

6 を得た。この結果、(17)式による推定値は世代当り約 41.3 % となった。もし雌個体が出生群に生涯とどまり、雌雄の性比が 1 : 1 より大中にずれていなければ、群間の雄移出入率は極めて高い値と期待され、先に述べた群間に頻繁な遺伝的交渉があるという予想に矛盾しない。

群れ間に遺伝子流動が存在するなら、次の問題は、この影響が分布をどの程度隔てた群れにまで及んでいるかである。インドネシアとマレーシアにおけるカニクイザルの生態研究は、この種が原生林より二次林、河辺林、マングローブ湿地林、農耕地周辺といった、どちらかというと自然な、しは人為の力で阻害された環境を好んで生息することを観察している (Crockett & Wilson, 1980 ; Fittinghoff & Lindburg, 1980 ; Furuya, 1962, 1965 ; Kurland, 1973 ; Rodman, 1978 ; Southwick & Cadigan, 1972 ; Wheatley, 1980b)。カニクイザルが東南アジアに広い分布域をもつことは、この種特異的な環境嗜好性と密接に関係している。

一方、生息域内の群れの分布を考えると、この環境嗜好性は群れの連続的な分布を妨げる要因としても考えられよう。インドネシアのカニクイザルの場合、島嶼への地理的隔離により群れからの遺伝子流動の及ぶ範囲は、最大でも一島嶼の広さに限定されよう。今回の分析では、島内群間の遺伝的距離と地理的距離の間には強い正の相関が認められた(第15表)。この結果は、同島嶼に分布する調査対象群間には遺伝的交流が存在することを示唆するが、島内の遺伝子流動が島嶼全域に及ぶと断定するには、1島当りの群れの調査数が不十分であるように思われる。また集団の交配様式も検討したところでは、行政区分であり州程度の広さに分布する個体の集まりの中では任意交配を想定しにくく、この結論が得られた(第9表)。いま島嶼内で群れが面状に連続分布している構造を仮定してみよう。距離による隔離(isolation by distance)により地域間に顕著な遺伝的分化が見出されるならば

、この構造内で近隣の有効サイズ (effective size of neighborhood) は小さくなければならぬ (Wright, 1943)。別な一方をすれば、遺伝子の有効拡散距離が極めて制限されていなければならぬことになる。さもなくば、遺伝子流動の影響は島嶼全域に渡り個体が任意に交配しているに等しい状況もうめだす。しかし、この考え方をインドネシア産カニガイザルに適用しようとするとき、島嶼の大きさと群れの島嶼内分布状況の違いで距離による隔離に起因する島嶼内の集団間分化の様相は異なる。かりに群れの島嶼内分布状況が種の環境嗜好性その他に原因して、面状に連続分布するというよりは分布を細分化させる傾向が強いようならば、集団の分割により島嶼内群間には顕著な遺伝的分化が引き起こされると考えここともできよう。ニホンザルでは、このタイプの傾向が種内に存在すると予想されている (Nozawa et al., 1982)。距離による隔離ないしは集団の細分化もカニガイザル島嶼集団内

に認めうるかという問題は、将来に残された検討課題である。検討にふさわしい調査地は第13表の G_{CSi} 値から判断して、スマトラまたはジャワに求められよう。今回の結果から敢えて状況証拠を採るなら、ジャワに見出された変異出現の不均一性は、この島嶼内に集団の細分化傾向があることを示唆するよう考えられる。しかし、これを断定するには更に細かな島内の群れ調査が必要である。

マカワ類の遺伝的分化も種間比較した研究から、島嶼性マカワでは種内の遺伝的変異性が低く、大陸近縁種からの分化が進んでいることが知られている。これは、島嶼に隔離された集団の遺伝子構成が遺伝的浮動により大きく変化したことに原因すると予想されている (Ishimoto, 1973; Nozawa et al., 1977; Prychodko et al., 1969)。今回の結果でも、カニワイザルの種内島嶼集団間に著しい遺伝的分化が認められた。5島の平均相対分化指数 G_{ST} は 41.3% を記録したが、この値は他生物の種内地域集団

間で得られている値 ($G_{ST} = 7\% \sim 67.4\% (Nei, 1975)$) と比較しても高いレベルにあると判定される。5島の調査群を比較する限りでは、異なる島の群間の遺伝的距離と地理的距離間に強い正の相関は認められないので、5島の集団間に遺伝的交流の影響が及んでいるとは考えられない。しかし、ここで問題となるのは、スンダ大陸棚内部の島々と外部の島々で、島嶼集団間の遺伝的分化の構造が異質と予想されたことである(第15表)。

カニクイザルの祖先集団がいつ頃スンダ列島に分布するようになったかについては定説がない。侵入の時期はしばしばブタオザル(*Macaca nemestrina*) 祖先集団の侵入と対比して議論され、2つの仮説が提示されている。その第1は、第4紀氷積世に入りカニクイザル祖先がブタオザル祖先よりも早くスンダ域に侵入したと考える仮説である(Delson, 1980; Medway, 1970)。第2は、これとは逆にブタオザル祖先に遅れて氷積世の比較的新しい時期に侵入

したと考える仮説である (Eudey, 1980 ; Fooden, 1975) 。 第4紀洪積世の周期的な氷河期に伴う海面水位の低下がニレラのマカワ類をスンダ列島に侵入させた原因と考えられ、現在海面下に没しているスンダ大陸棚は氷河期にはスマトラ、ジャワ、バリ、ボルネオをひとつの陸塊とする形で海面上に露出していたと予想されている (Mayr, 1944 ; Verstappen, 1975) 。 一方、こうした海面水位の変化が起きたにも拘らず、Wallace 線が通過するロンボク海峡 (バリ - ロンボク間) には第4紀を通じて海峡が存在し、動物の移動はこの地理的障壁により制限されてきたと考えられている (Mayr, 1944) 。 従って、ロンボク海峡の東側に位置する島々 (ロンボク、スンバワを含む) に現在生息するカニクイガルは人為的に導入されたと考えることも可能である (Darlington, 1957 ; Hill, 1974 ; Medway, 1970 ; Wallace, 1869) 。 スンダ列島に現在観察されるカニクイガル島嶼集団の遺伝的分化は、以上のような地史に関連して解釈される。

う。スンダ大陸棚上に位置する島々では、海面水位の上下動が繰り返されることにより、侵入したカニガイザルは島嶼への封じ込めと海峡消失による他地域集団との接触も繰り返した可能性がある。スンダ大陸棚外部のロンボク、スンバワの群れに見出された相対的に低い遺伝的変異性は、その起源が自然分布か人為導入かという問題は別として、西側地域から隔離され、小島嶼に封じ込められた集団中の遺伝的浮動の結果として解釈できる。同様のことは、スンダ大陸棚内部のバリ島集団についても想像できるが、この場合にはジャワ集団との接触を介した後の変異性低下が予想される。また、スマトラ、ジャワ島集団の遺伝的変異性が相対的に高い原因は単に島の大きさに対応して生息個体数が多いと予想されることのみでなく、他地域集団との隔離と接触を繰り返したことにも求められよう。また氷河期の地理的接触が隔離されていた集団の遺伝的交流を促し、その影響が現在に

まで残っていると考えられるなら、現在では遺伝的交流のないスンダ大陸棚内部のカニクイザル島嶼集団間に、遺伝的距離と地理的距離の相関が見出されることが理解できるように思われる。

インドネシア産カニクイザルの遺伝的分化に関して見出された別の特徴は、変異遺伝子の頻度勾配傾向である(第12表)。勾配はその性格から、静的勾配 (static cline) と動的勾配 (dynamic cline) に大別される (Cavalli-Sforza & Bodmer, 1971)。Ward & Neel (1976) はこれらに確率的に派生する勾配 (stochastic cline) を加える種に分類している。理論研究に従えば、勾配形成の主要因は、自然選択 (natural selection)、移動 (migration)、集団構造 (集団の分割 (population subdivision)) とされる。今回見出された勾配の形成機構を考えると自然選択の関与は完全には否定しきれないが、第4紀氷積世に始まる移動と集団の分割の2要因がより重要な役割も担うと想像される。しかし

、ここで観察された勾配が静的なものか、動的なものか、もしくは確率的なものかを判定するには、インドネシア産カニクイザルの移動と集団分割の歴史を理解するための系統研究、古生物研究の資料が不十分である。また、島嶼内の繁殖構造の性格が不明瞭な現時点では、勾配の性格、機構を解釈することが難しい。従って、勾配の原因を議論することは保留するのが妥当と考える。

要 約

インドネシア産カニザルはマカク類の分布辺縁島嶼域に生息し、複雄型の群れを形成する点で従来集中的な集団遺伝学的研究が進められてゐるニホンザルに共通した性格を有する。この対象にみられる遺伝的分化の実態を解明することが本研究の目的である。

スンダ列島のスマトラ、ジャワ、バリ、ロンボク、スンバワの19地点に生息する29群より採取した計456試料を用いて、29種血液タンパク、33遺伝子座位の多型も電気泳動法により検索し、発見された変異も遺伝標識として分析を進めた。

ハテロ接合体優位性、座位間頻度分化の不均一性の検定から、使用した標識は自然選択に対して実質的には中立に近いとみなされ、集団の繁殖構造も解明する上で有用な標識と判断された。個々の群れ、同地点に生息する

隣接群の集合、州に由来する個体の集合、の
るカテゴリーについて集団内の任意交配も検
定した結果、群れ、隣接群集合内の任意交配
が予想された。つまり、個体の社会的集合単
位である群れは、外部に対し開放された繁殖
系を形成すると思われる。群内に保有され
る遺伝的変異性は、29群の平均で $P_{poly} = 12.22\%$
、 $H = 3.84\%$ と推定された。群内の遺伝的変
異性には地域差が認められ、小島嶼の群れは
低変異性も記録した。変異の分布様式には、
調査全域でその出現が不均一と認められると
共に、その頻度分布の一部には勾配傾向が見
出された。群間の遺伝的分化を定量化した結果
では、同島嶼内群間分化に比して著しく高い
別島嶼集団間分化が認められた。また、群間
の地理的距離と遺伝的距離の相関から判定し
て、平均的には調査した5つの島嶼集団間に
遺伝的交流の影響が及んでいるとは考えられ
ない。一方、スンダ大陸棚内部の島々と外部の
島々における遺伝的分化の構造が異質である

との示唆も得た。

島嶼内の遺伝的分化は雄個体の移出入による群間の遺伝子流動と、島嶼内の群れ分布状況により支配されていると予想される。群れは遺伝的に開放された繁殖系とみなしうる。ことから、カニクイザル島嶼集団内の群間分化は、距離による隔離な、しは繁殖集団単位の細分化の機構により派生すると想像される。また、小島嶼の性変異性、島嶼集団間の顕著な遺伝的分化、およびスンダ大陸棚内外の異質構造は、島嶼への集団隔離に伴う遺伝的浮動の影響と、第4紀洪積世の氷河期に生じたと予想される島嶼集団の遺伝的交渉も反映するものと議論された。

謝 辞

本研究の遂行に当り、終始、御指導ならびに御助言もいただいた京都大学霊長類研究所野澤謙教授、庄武孝義博士に深甚の謝意を表します。また、本研究に深い理解を示され、助言と激励を賜った京都大学霊長類研究所竹中修助教授、インドネシア大学理学部 S.

Somadikarta 教授に心から感謝致します。

海外の霊長類も対象とした本研究は、インドネシア大学理学部 Tb. M. Ischak 講師、Jatna Supriatna 講師との共同研究無くしては実現されず、両氏の不断の御協力と御努力に対し深謝致します。

本研究の試料収集は、1980年度および1981年度の文部省海外学術調査研究に負うところが大きい。調査に同行する御協力も賜った京都大学霊長類研究所相見満博博士、小山直樹博士、松林清明助教授、渡辺邦夫博士、イ・ダ

ラス大学理学部 Amsir Bakar 博士、パジャジャラ
ン大学生態学研究所 Edy Brotoisworo 博士に感謝致
します。インドネシア国内の野外調査に協力
をいただいたインドネシア科学研究所 (LIPI
)、自然保護 野生動物管理局 (PPA)、デッ
パサール Disease Investigation Center 、あよびスマト
ラ自然研究計画の関係者各位に御礼申し上げます。

最後に、野外調査に対する数多くの有益な
助言と援助も下さったインドネシア霊長類学
協会の C. L. Darsono 氏、 D. Sajuthi 氏、海外生活に
多大の御援助、御協力も賜った海老原勇夫、
きぬ子御夫妻、日本通信協力株式会社ジャカ
ルタ駐在事務所の方々に深く御礼申し上げます。

引用文献

Angst, W., 1973. Pilot experiments to test group tolerance to a stranger in wild Macaca fascicularis. Am. J. Phys.

Anthrop., 38 : 625-630.

Angst, W., 1975. Basic data and concepts on the social organization of Macaca fascicularis. In: Primate Behavior, Developments in Field and Laboratory Research IV., Academic Press, New York, pp. 325-388.

Barnicot, N. A., P. T. Wade & P. Cohen, 1970. Evidence for a second haemoglobin α -locus duplication in Macaca mus. Nature, Lond., 228 : 379-381.

Cavalli-Sforza, L. L. & W. F. Bodmer, 1971. The Genetics of Human Populations. Freeman, San Francisco.

Crockett, C. M. & W. L. Wilson, 1980. The ecological separation of Macaca nemestrina and M. fascicularis in Sumatra. In: The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution, D. G. Lindburg (ed.), Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 148-181.

Darga, L., M. Goodman, M. L. Weiss, G. W. Moore, W. Prychodko,

- H. Dene, R. Tashian & A. Koen, 1975. Molecular systematics and clinal variation in macaques. In: Isozyme IV, Genetics and Evolution, C. L. Markert (ed.), Academic Press, New York, San Francisco & London, pp. 797-812.
- Darlington, P. J., Jr., 1957. Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals, John Wiley & Sons, New York.
- Delson, E., 1980. Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution, D. G. Lindburg (ed.), Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 10-30.
- Dobzhansky, Th. & H. Levene, 1948. Genetics of natural populations. XVII. Proof of operation of natural selection in wild populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 33 : 537-547.
- Dracopoli, N. C., F. L. Brett, T. R. Turner & C. J. Jolly, 1983. Patterns of genetic variability in the serum proteins of the Kenyan Vervet Monkey (Cercopithecus aethiops aethiops). Am. J. Phys. Anthrop., 61 : 39-49.
- Eudey, A. A., 1980. Pleistocene glacial phenomena and the evolution of Asian macaques. In: The Macaques: Studies in

Ecology. Behavior and Evolution, D. G. Lindburg (ed.),

Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 52-83.

Fittinghoff, N. A., Jr. & D. G. Lindburg, 1980. Riverine

refuging in East Bornean Macaca fascicularis. In: The

Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution,

D. G. Lindburg (ed.), Van Nostrand Reinhold, New York,

pp. 182-214.

Fooden, J., 1975. Taxonomy and evolution of liontail and

pigtail macaques (Primates: Cercopithecidae). Fieldiana

Zool., 67 : 1-169.

Fooden, J , 1976. Provisional classification and key to

living species of macaques (Primates: Macaca).

Folia primatol., 25 : 225-236.

Fooden, J , 1982. Ecogeographic segregation of macaque

species. Primates, 23 : 574-579.

Furuya, Y., 1962. On the ecological survey of the wild

crab-eating monkeys in Malaya. Primates, 3 : 75-76.

Furuya, Y., 1965. Social organization of the crab-eating

monkey. Primates, 6 : 285-336.

Gahne, B., R. K. Juneja & J. Grolmus, 1977. Horizontal

polyacrylamide gradient gel electrophoresis for the simultaneous phenotyping of transferrin, post-transferrin, albumin and post-albumin in the blood plasma of cattle.

Anim. Blood Grps biochem. Genet., 8 : 127-137.

Gilbert, R. I., 1977. A simple formula for interpolating tables of χ^2 . Biometrics, 33 : 383-385.

Hill, W. C. O., 1974. Primates, Comparative Anatomy and Taxonomy. VII. Cynopithecinae (Cercopithecus, Macaca, Cynopithecus). Univ. Press, Edinburgh.

Ishimoto, G., 1973. Blood protein variations in Asian macaques.

III. Characteristics of the macaque blood protein polymorphism J. Anthropol. Soc. Nippon, 81 : 1-13.

Kawamoto, Y., 1982. A reexamination of electromorphs of plasma transferrin in the Indonesian crab-eating macaque (Macaca fascicularis). Kyoto Univ. Overseas Research Report of Studies on Asian Non-Human Primates, 2 : 65-73.

Kawamoto, Y. & Tb. M. Ischak, 1981. Genetic differentiation of the Indonesian crab-eating macaque (Macaca fascicularis): I. Preliminary report on blood protein polymorphism. Primates, 22 : 237-252.

Koyama, N., A. Asnan & N. Natsir, 1981. Socio-ecological

study of the crab-eating maonkeys in Indonesia. Kyoto Univ

Overseas Report of Studies on Indonesian Macaque, 1 : 1-10.

Kurland, J A., 1973. A natural history of Kra macaques

(Macaca fascicularis RAFFLES, 1821) at the Kutai Reserve,

Kalimantan Timur, Indonesia. Primates, 14 : 245-262.

Levene, H., 1949. On a matching problem arising in genetics.

Ann. Math. Statistics, 20 : 91-94.

Lewontin, R. C. & J. Krakauer, 1973. Distribution of gene

frequency as a test of the theory of the selective

neutrality of polymorphisms. Genetics, 74 : 175-195.

Mayr, E., 1944. Wallace's Line in the light of recent

zoogeographic studies. Quarterly Review Biol., 19 :

1-14.

Medway, L., 1970. The monkeys of Sundaland: Ecology and

systematics of the cercopithecids of a humid equatorial

environment. In: Old World Monkeys, J. R. Napier and

P. H. Napier (eds.), Academic Press, London, pp. 513-553.

Melnick, D. J. & M. Pearl, 1982 Intergroup migration and

the incidence of inbreeding in a wild population of rhesus

- monkeys. International Journal of Primatology, 3 : 313.
- Napier, J R. & P. H. Napier, 1967. A Handbook of Living Primates, Academic Press, London & New York.
- Nass, C. A. G., 1959. The χ^2 test for small expectations in contingency tables, with special reference to accidents and absenteeism. Biometrika, 46 : 365-385.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. Amer. Nat., 106 : 283-292.
- Nei, M., 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 70 : 3321-3323.
- Nei, M., 1975. Molecular Population Genetics and Evolution, North-Holland, Amsterdam & Oxford.
- Nevo, E., 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. Theoretical Population Biology, 13 : 121-177.
- Nozawa, K., 1972. Population genetics of Japanese monkeys: I. Estimation of the effective troop size. Primates, 13 : 381-393.
- Nozawa, K., T. Shotake & Y. Ohkura, 1975a. Blood protein polymorphism and population structure of the Japanese macaque, Macaca fuscata fuscata. In: Isozyme, IV, Genetics

and Evolution, C. L. Markert (ed.), Academic Press, New York,
San Francisco & London, pp. 225-241.

Nozawa, K., T. Shotake, Y. Ohkura, M. Kitajima & Y. Tanabe,

1975b. Genetic variation within and between troops of

Macaca fuscata fuscata. In: Contemporary Primatology,

S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara & S. Kawamura (eds.),

S. Karger, Basel, pp. 75-89.

Nozawa, K., T. Shotake, Y. Ohkura & Y. Tanabe, 1977. Genetic

variations within and between species of Asian macaques.

Japan. J. Genet., 52 : 15-30.

Nozawa, K., T. Shotake, Y. Kawamoto & Y. Tanabe 1982.

Population genetics of Japanese monkeys: II. Blood protein

polymorphisms and population structure. Primates, 23 :

252-271.

Ober, C., T. J. Olivier & J. Buettner-Janusch, 1978. Carbonic

anhydrase heterozygosity and F_{ST} distributions in Kenyan

baboon troops. Am. J. Phys. Anthropol., 48 : 95-100.

Olivier, T. J., J. Buettner-Janusch & V. Buettner-Janusch, 1974.

Carbonic anhydrase isoenzymes in nine troops of Kenyan

baboons, Papio cynocephalus (Linnaeus 1766). Am. J. Phys.

Anthrop., 41 : 175-190.

Poirier, F. E. & E. O. Smith, 1974 The crab-eating macaques
(Macaca fascicularis) of Angaur Island, Palau, Micronesia.

Folia primatol., 22 : 258-306.

Prychodko, W., M. Goodman, E. Poulik, T. Miki & T. Tanaka, 1969.

Geographic variations of transferrin allelic frequencies in
continental and insular macaque populations. Proc. 2nd int.

Congr. Primatol., 2 : 103-108.

Robertson, A., 1975. Gene frequency distributions as a test
of selective neutrality. Genetics, 81 : 775-785.

Rodman, P. S., 1978. Diets, densities, and distributions of
Bornean primates. In: The Ecology of Arboreal Folivores,

G. G. Montgomery (ed.), Smithsonian Institute Press,
Washington, D. C., pp. 465-478.

Shotake, T , K. Nozawa & Y. Tanabe, 1977. Blood protein
variations in baboons. I. Gene exchange and genetic

distance between Papio anubis, Papio hamadryas and their
hybrid. Japan J. Genet., 52 : 223-237.

Shotake, T & C. Santiapillai, 1982 Blood protein poly-

morphisms in the troops of the toque macaque, Macaca sinica,

in Sri Lanka. Kyoto Univ. Overseas Research Report of

Studies on Asian Non-Human Primates, 2 : 79-95.

Shotake, T. & K. Nozawa, in press. Blood protein variations

in baboons. II. Genetic variability within and among herds

of gelada baboon in central Ethiopian plateau. J. Hum. Evol.

Smith, D. G. & R. E. Ferrell, 1980. A family study of the

hemoglobin polymorphism in Macaca fascicularis. J. Hum.

Evol., 9 : 557-563.

Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal, 1973. Numerical Taxonomy:

The Principles and Practice of Numerical Classification,

Freeman, San Francisco.

Southwick, C. H. & F. C. Cadigan, Jr., 1972. Population

studies of Malaysian primates. Primates, 13 : 1-18.

Turner, T. R., 1981. Blood protein variation in a population

of Ethiopian vervet monkeys (Cercopithecus aethiops

aethiops). Am. J. Phys. Anthropol., 55 : 225-232.

Verstappen, H. Th., 1975. On palaeo climates and landform

development in Malesia. In: Modern Quaternary Research in

Southeast Asia, G. Bartstra & W. A. Casparie (eds.), A. A.

Balkema, Rotterdam, pp. 3-35.

Wallace, A. R., 1869. The Malay Archipelago: The Land of the Orang-Utan and Bird of Paradise: A Narrative of Travel with Studies of Man and Nature, Macmillan and Company, London.

Ward, R. H. & J. V. Neel, 1976. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XIV. Clines and their interpretation. Genetics, 82 : 103-121.

Weiss, M. L. & M. Goodman, 1972. Frequency and maintenance of genetic variability in natural populations of Macaca fascicularis. J. Hum. Evol., 1 : 41-48.

Wheatley, B. P., 1980a. Malaria as a possible selective factor in the speciation of macaques. J. Mamm., 61 : 307-311.

Wheatley, B. P., 1980b. Feeding and ranging of East Bornean Macaca fascicularis. In: The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution, D. G. Lindburg (ed.), Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 182-214.

Wheatley, B. P., 1982. Adult male replacement in Macaca fascicularis of East Kalimantan, Indonesia. International Journal of Primatology, 3 : 203-219.

Wilson, C. C. & W. L. Wilson, 1977. Behavioral and morphological

variation among primate populations in Sumatra. Yrbk. Phys.

Anthrop., 20 : 207-233.

Wright, S., 1943. Isolation by distance. Genetics, 28 :

114-138.

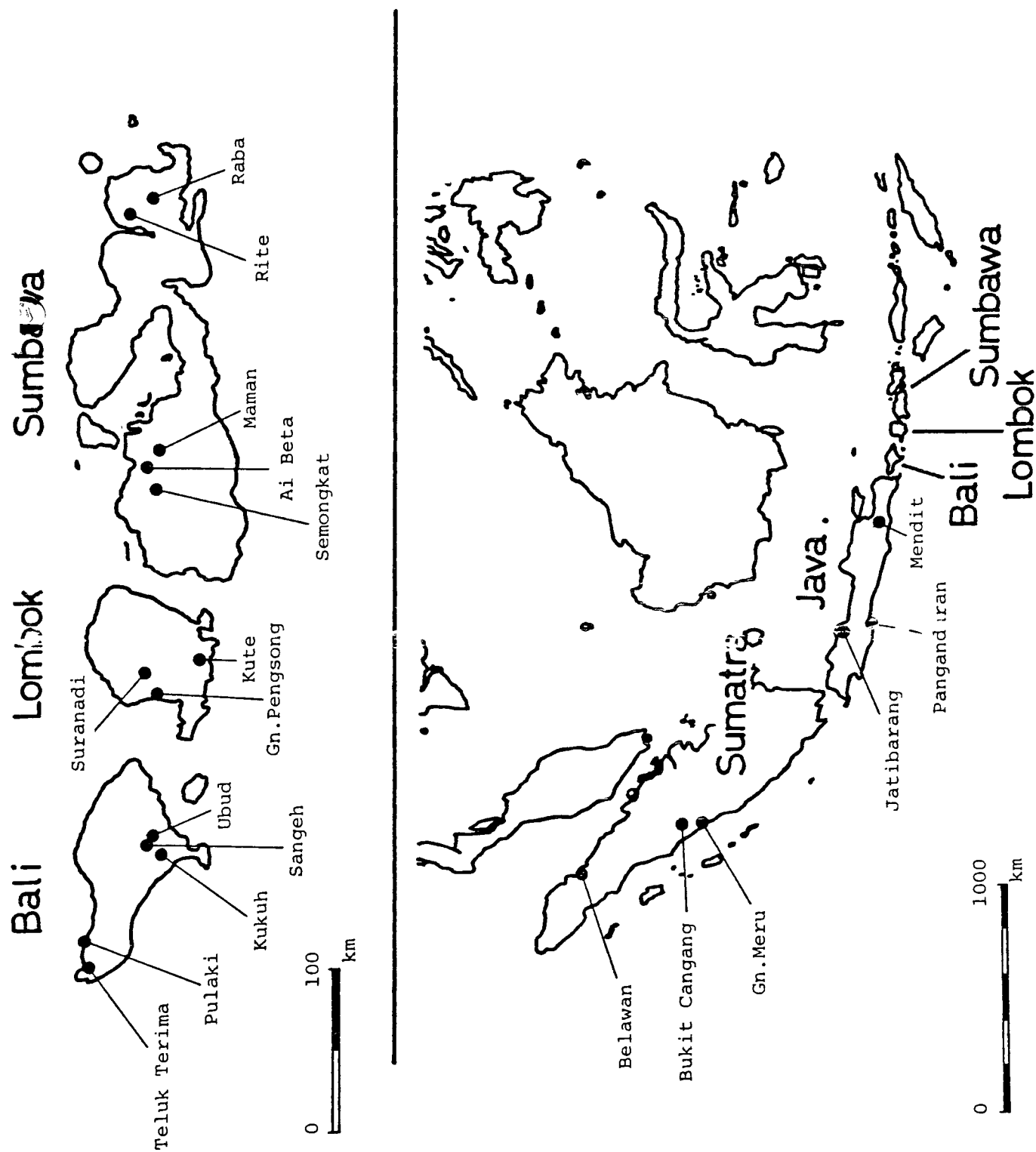
Wright, S., 1951. The genetical structure of populations.

Ann. Eugen., 15 : 323-354.

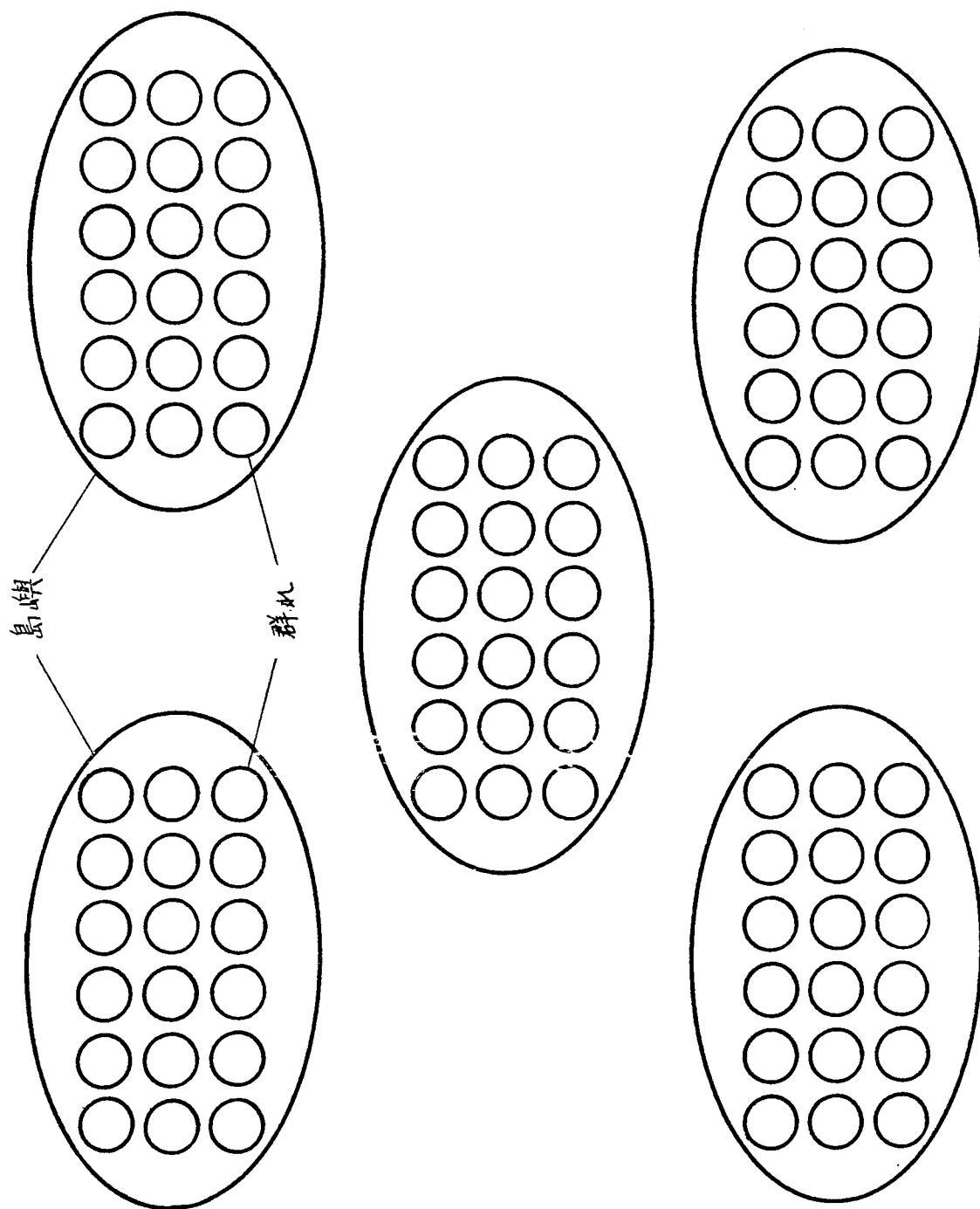
Wright, S., 1965. The interpretation of population structure

by F-statistics with special regard to system of mating.

Evolution, 19 : 395-420.



第 1 図 調査群の生息地



第2図 群間の遺伝的分化を定量するために想定した集団構造モデル

第1表 調査群と供試した血液試料

調査地域	調査群	略号	試料数	調査群生息地		調査時期
				緯度	経度	
Sumatra	Belawan	BL	43	3°48.0'N	98°41.5'E	Aug., 1981
	Gunung Meru A	GMA	51	1°03.0'S	100°25.0'E	Oct., 1980, Aug., 1982*
	Gunung Meru B	GMB	15	1°03.0'S	100°25.0'E	Oct., 1980, Aug., 1982*
	Bukitcanggang	BC	9	0°19.0'S	100°22.0'E	Oct., 1980
Java	Jatibarang	JT	26	6°29.0'S	108°19.3'E	July, 1980
	Pangandaran A	PDA	7	7°42.0'S	108°39.5'E	Aug., 1980
	Pangandaran B	PDB	27	7°42.0'S	108°39.5'E	Aug., 1980
	Pangandaran C	PDC	10	7°42.0'S	108°39.5'E	Aug., 1980
	Mendit A	MDA	14	7°59.0'S	112°44.3'E	July, 1980
	Mendit B	MDB	7	7°59.0'S	112°44.3'E	July, 1980
Bali	Teluk Terima	TT	15	8°09.2'S	114°31.8'E	Sept., 1980
	Pulaki A	PLA	20	8°09.0'S	114°41.0'E	Sept., 1980
	Pulaki B	PLB	17	8°09.0'S	114°41.0'E	Sept., 1980
	Sangeh A	SGA	37	8°27.5'S	115°13.0'E	Sept., 1980
	Sangeh B	SGB	9	8°27.5'S	115°13.0'E	Sept., 1980
	Ubud	UB	12	8°30.5'S	115°16.0'E	Oct., 1980
	Kukuh A	KKA	18	8°30.0'S	115°09.0'E	Sept., 1979, Oct., 1980
	Kukuh B	KKB	8	8°30.0'S	115°09.0'E	Oct., 1980
	Suranadi	SN	15	8°33.0'S	116°14.6'E	Dec., 1981
	Gunung Pengsong A	GPA	6	8°37.0'S	116°05.0'E	Dec., 1981
	Gunung Pengsong B	GPB	9	8°37.0'S	116°05.0'E	Dec., 1981
	Kute	KT	3	8°52.0'S	116°18.0'E	Dec., 1981
Sumbawa	Maman	MM	15	8°35.5'S	117°28.0'E	Oct., 1981
	Ai Beta A	ABA	5	8°32.5'S	117°25.0'E	Oct., 1981
	Ai Beta B	ABB	6	8°32.5'S	117°25.0'E	Nov., 1981
	Semongkat A	SKA	12	8°35.0'S	117°18.0'E	Oct., 1981
	Semongkat B	SKB	14	8°35.0'S	117°18.0'E	Nov., 1981
	Rite	RT	10	8°22.0'S	118°45.5'E	Nov., 1981
	Raba	RB	16	8°34.0 S	118°51.5'E	Nov., 1981
	計		456			

* GMA 2試料、GMB 1試料は竹中修 竹中見子両博士の御厚意により供試された。

第2表 電気泳動法による変異検索
の対象となつた遺伝子座位

遺伝子座位	略号
Plasma prealbumin	PA
Plasma protease inhibitor	Pi
Plasma albumin	Alb
Plasma transferrin	Tf
Plasma α_2 -macroglobulin	α_2
Plasma haptoglobin	Hp
Plasma ceruloplasmin	Cp
Plasma cholinesterase	ChEs
Plasma amylase	Amy
Plasma alkaline phosphatase	Alp
Plasma leucine aminopeptidase	LAP
Plasma thyroxine-binding prealbumin	TBPA
Cell hemoglobin α -I	Hb α -I
Cell hemoglobin α -II	Hb α -II
Cell hemoglobin β	Hb β
Cell catalase	Cat
Cell phosphohexose isomerase	PHI
Cell 6-phosphogluconate dehydrogenase	PGD
Cell phosphoglucomutase I	PGM-I
Cell phosphoglucomutase II	PGM-II
Cell adenosine deaminase	ADA
Cell NADH-dependent diaphorase	Dia
Cell carbonic anhydrase I	CA-I
Cell esterase	CellEs
Cell acid phosphatase	Acp
Cell glucose-6-phosphate dehydrogenase	G6PD
Cell malate dehydrogenase	MDH
Cell lactate dehydrogenase A	LDHA
Cell lactate dehydrogenase B	LDHB
Cell tetrazolium oxidase	TO
Cell isocitrate dehydrogenase	IDH
Cell esterase D	EsD
Cell adenylate kinase	AK

第3表 (その1) 調査した29群に観察された17変異遺伝子座位の遺伝子頻度
推定値

遺伝子座位	遺伝子	調査群					
		BL	GMA	GMB	BC	JT	PDA
Pi	B	1.	0.7353	0.6786	0.6111	0.	1.
	C	0.	0.2647	0.3214	0.3889	1.	0.
Alb	A	0.4884	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.4651	0.	0.	0.	0.	0.
Tf	D ²	0.0465	0.	0.	0.	0.	0.
	C ²	0.	0.2353	0.2333	0.3889	0.	0.1429
	C ³	0.	0.0686	0.0333	0.0556	0.3077	0.0714
	D ¹	0.9186	0.6471	0.5000	0.3333	0.6923	0.7143
	F ¹	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	G ²	0.	0.	0.	0.	0.	0.0714
	H ¹	0.0814	0.0490	0.2333	0.2222	0.	0.
Alp	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.	0.
TBPA	F	0.8721	0.9804	1.	1.	1.	1.
	S	0.1279	0.0196	0.	0.	0.	0.0714
Hb α -I	1	0.9767	1.	1.	1.	1.	1.
	4	0.0233	0.	0.	0.	0.	0.
Hb α -II	0	0.3735	0.3961	0.2582	0.	1.	0.3780
	2	0.6265	0.6039	0.7418	1.	0.	0.6220
Hb β	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PHI	1	1.	1.	0.8214	1.	1.	1.
	5	0.	0.	0.1786	0.	0.	0.
	13	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	14	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PGD	A	0.5581	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.4419	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-I	1	1.	0.9804	1.	1.	1.	1.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	5	0.	0.0196	0.	0.	0.	0.
PGM-II	1	1.	0.9804	1.	0.8889	1.	1.
	6	0.	0.0196	0.	0.1111	0.	0.
Dia	A	0.0238	0.	0.	0.	0.	0.
	C	0.9762	1.	1.	1.	1.	1.
CellEs	1	0.9767	1.	1.	1.	1.	1.
	3	0.0233	0.	0.	0.	0.	0.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Acp	A	1.	0.9902	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.0098	0.	0.	0.	0.
LDHA	1	0.8721	1.	1.	0.9444	1.	1.
	3	0.1279	0.	0.	0.0556	0.	0.
IDH	1	0.6395	0.9902	1.	1.	1.	0.2857
	2	0.3372	0.0098	0.	0.	0.	0.7143
	4	0.0233	0.	0.	0.	0.	0.

第3表 (その2)

遺伝子座位	遺伝子	調査群					
		PDB	PDC	MDA	MDB	TT	PLA
Pi	B	0.9074	0.9000	0.1786	0.5714	0.0667	0.0500
	C	0.0926	0.1000	0.8214	0.4286	0.9333	0.9500
Alb	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tf	D	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	C ²	0.	0.	0.0385	0.1429	0.0333	0.
	C ³	0.1111	0.3500	0.	0.	0.	0.
	D ¹	0.6296	0.5000	0.7308	0.8571	0.	0.
	F ¹	0.	0.	0.	0.	0.1000	0.
	G ²	0.2593	0.1500	0.	0.	0.8667	1.
A1p	H ¹	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
TBPA	B	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	F	0.8704	1.	1.	1.	1.	1.
Hba-I	S	0.1296	0.	0.	0.	0.	0.
	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
Hba-II	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	0	0.3849	0.6667	0.6202	0.8452	1.	1.
Hbβ	2	0.6151	0.3333	0.3798	0.1548	0.	0.
	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
PHI	6	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	1	1.	1.	1.	1.	0.9000	1.
PGD	5	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	13	0.	0.	0.	0.	0.1000	0.
PGM-I	14	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
PGM-II	C	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	1	1.	1.	1.	1.	0.9000	0.9000
Dia	4	0.	0.	0.	0.	0.1000	0.1000
	5	0.	0.	0.	0.	0.	0.
CellEs	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Acp	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.	0.
LDHA	A	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
IDH	3	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	1	0.2037	0.4500	0.3462	0.2857	0.4333	0.1500
	2	0.7963	0.5500	0.6538	0.7143	0.5667	0.8500
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.

第3表 (その3)

遺伝子座位	遺伝子	調査群					
		PLB	SGA	SGB	UB	KKA	KKB
Pi	B	0.1471	0.2703	0.1111	0.4167	0.3889	0.3125
	C	0.8529	0.7297	0.8889	0.5833	0.6111	0.6875
Alb	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tf	D	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	C ²	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	C ³	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	D ¹	0.	0.0135	0.	0.	0.	0.
	F ¹	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	G ²	1.	0.9865	1.	1.	1.	1.
	H ¹	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Alp	A	1.	0.9865	0.9444	0.9583	1.	1.
	B	0.	0.0135	0.0556	0.0417	0.	0.
TBPA	F	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	S	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Hb α -I	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Hb α -II	0	0.9075	1.	1.	1.	1.	1.
	2	0.0925	0.	0.	0.	0.	0.
Hb β	1	1.	1.	1.	1.	0.8333	0.8125
	6	0.	0.	0.	0.	0.1667	0.1875
PHI	1	0.9706	1.	1.	1.	1.	1.
	5	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	13	0.0294	0.	0.	0.	0.	0.
	14	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PGD	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-I	1	0.9118	0.9865	1.	0.8333	1.	1.
	4	0.0882	0.0135	0.	0.1667	0.	0.
	5	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-II	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Dia	A	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	C	1.	1.	1.	1.	1.	1.
CellEs	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	3	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Acp	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.	0.
LDHA	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	3	0.	0.	0.	0.	0.	0.
IDH	1	0.1176	0.1351	0.0556	0.1250	0.1389	0.
	2	0.8824	0.8649	0.9444	0.8750	0.8611	1.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.

第3表 (その4)

遺伝子座位	遺伝子	調査群					
		SN	GPA	GPB	KT	MM	ABA
Pi	B	0.	0.	0.	0.	0.7000	1.
	C	1.	1.	1.	1.	0.3000	0.
Alb	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	D	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Tf	C ²	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	C ³	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	D ¹	0.	0.1667	0.	0.	0.5667	0.4000
	F ¹	0.0667	0.0833	0.2778	0.3333	0.	0.
	G ²	0.9333	0.7500	0.7222	0.6667	0.	0.
	H ¹	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Alp	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.	0.
TBPA	F	1.	1.	1.	1.	0.7667	0.5000
	S	0.	0.	0.	0.	0.2333	0.5000
Hb α -I	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Hb α -II	0	0.9309	1.	1.	1.	0.	0.
	2	0.0691	0.	0.	0.	1.	1.
Hb β	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PHI	1	1.	0.9167	0.9444	1.	1.	1.
	5	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	13	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	14	0.	0.0833	0.0556	0.	0.	0.
PGD	A	1	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-I	1	0.8000	0.7500	0.9444	0.8333	1.	1.
	4	0.2000	0.2500	0.0556	0.1667	0.	0.
	5	0.	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-II	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.	0.
Dia	A	0.	0.	0.	0.	0.	0.
	C	1.	1.	1.	1.	1.	1.
CellEs	1	1.	1.	1.	1.	0.7333	0.9000
	3	0.	0.	0.	0.	0.0333	0.
	4	0.	0.	0.	0.	0.2333	0.1000
Acp	A	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.	0.
LDHA	1	1.	1.	1.	1.	1.	1.
	3	0.	0.	0.	0.	0.	0.
IDH	1	0.6000	0.9167	0.2222	0.6667	1.	1.
	2	0.4000	0.0833	0.7778	0.3333	0.	0.
	4	0.	0.	0.	0.	0.	0.

第3表 (その5)

遺伝子座位	遺伝子	調査群				
		ABB	SKA	SKB	RT	RB
Fi	B	0.8333	0.9583	0.7500	0.7000	0.7813
	C	0.1667	0.0417	0.2500	0.3000	0.2188
Alb	A	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.
Tf	D	0.	0.	0.	0.	0.
	C ²	0.	0.	0.	0.	0.
	C ³	0.5833	0.7500	0.5000	0.8500	0.5938
	D ¹	0.4167	0.2500	0.5000	0.1500	0.4063
	F ¹	0.	0.	0.	0.	0.
	G ²	0.	0.	0.	0.	0.
	H ¹	0.	0.	0.	0.	0.
Alp	A	1.	1.	1.	1.	1.
	B	0.	0.	0.	0.	0.
TBPA	F	0.5000	0.7083	0.5000	0.3500	0.2813
	S	0.5000	0.2917	0.5000	0.6500	0.7188
Hba-I	1	1.	1.	1.	1.	1.
	4	0.	0.	0.	0.	0.
Hba-II	0	0.	0.	0.	0.	0.
	2	1.	1.	1.	1.	1.
Hbβ	1	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.
PHI	1	1.	1.	1.	1.	1.
	5	0.	0.	0.	0.	0.
	13	0.	0.	0.	0.	0.
	14	0.	0.	0.	0.	0.
PGC	A	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-I	1	1.	1.	1.	1.	1.
	4	0.	0.	0.	0.	0.
	5	0.	0.	0.	0.	0.
PGM-II	1	1.	1.	1.	1.	1.
	6	0.	0.	0.	0.	0.
Dia	A	0.	0.	0.	0.	0.
	C	1.	1.	1.	1.	1.
CellEs	1	0.6667	0.6250	0.6786	1.	1.
	3	0.1667	0.0833	0.2500	0.	0.
	4	0.1667	0.2917	0.0714	0.	0.
Acp	A	1.	1.	1.	1.	1.
	C	0.	0.	0.	0.	0.
LDHA	1	1.	1.	1.	1.	1.
	3	0.	0.	0.	0.	0.
IDH	1	1.	1.	1.	1.	1.
	2	0.	0.	0.	0.	0.
	4	0.	0.	0.	0.	0.

第4表 Levene の方法に基づくハテロ接合体優位性検定

遺伝子座位	n	h	H	σ^2	t	P
Pi	21	228	227.28	40.7961	+0.1127	0.5449
Alb	1	17	19.38	10.0198	-0.7507	0.2264
Tf	23	216	227.60	45.6956	-1.7160	0.0431*
Alp	3	55	55.00	0.0357	0.0000	0.5000
TBPA	11	156	151.60	18.7151	+1.0171	0.8454
Hb α -I	1	41	41.02	0.0485	-0.1069	0.4574
Hb β	2	17	18.26	1.9741	-0.8968	0.1849
PHI	5	50	50.95	1.5875	-0.7540	0.2254
PGD	1	23	21.54	10.5762	+0.4486	0.6731
PGM-I	10	157	159.82	4.6235	-1.3115	0.0948
PGM-II	2	58	56.14	0.2918	+3.4433	0.9997
Dia	1	40	40.02	0.0497	-0.1081	0.4570
CellEs	6	76	60.11	6.8808	+2.6266	0.9957
Acp	1	50	50.00	0.0000	0.0000	0.5000
LDHA	2	40	41.29	2.0632	-0.8981	0.1846
IDH	17	178	174.08	33.1248	+0.6811	0.7521

n = 検定に用いた群数の数

h = ホモ接合体の観察値総数

H = Hardy-Weinberg 法則から期待されるホモ接合体の総数

 σ^2 = ホモ接合体数の分散

第5表 F_{ST} 値で測定される群間の遺伝子頻度分化

遺伝子座位	遺伝子	\bar{p}	$\sigma_{p_0}^2$	$\sigma_{\delta p}^2$	$\sigma_p^2 = \sigma_{p_0}^2 - \sigma_{\delta p}^2$	F_{ST}
Pi	C	.5149	.13726960	.00481418	.13245542	.5303
Alb	A	.9824	.00902533	.00010019	.00892514	.5150
Tf	D ¹	.3262	.09614373	.00587738	.09026635	.4107
Alp	A	.9962	.00016390	.00016421	.00000000*	.0000
TBPA	F	.8710	.04943877	.00328745	.04615132	.4106
Hb α -I	1	.9992	.00001872	.00000912	.00000960	.0120
Hb α -II	0	.5780	.18572202	.00230199	.18342003	.7520
Hb β	1	.9878	.00209354	.00046138	.00163215	.1353
PHI	1	.9846	.00163949	.00062103	.00101846	.0671
PGD	A	.9848	.00673364	.00009889	.00663475	.4421
PGM-I	1	.9600	.00511039	.00209651	.00301387	.0785
PGM-II	1	.9955	.00043351	.00019569	.00023783	.0530
Dia	C	.9992	.00001953	.00000932	.00001022	.0125
CellEs	1	.9510	.01311364	.00178815	.01132550	.2433
Acp	A	.9997	.00000331	.00000328	.00000003	.0001
LDHA	1	.9937	.00065317	.00014532	.00050785	.0808
IDH	1	.5780	.15009081	.00495912	.14513169	.5950

$$\overline{F_{ST}} \pm S.D. = .2552 \pm .2486$$

* サンプリングに原因する分散が観察値分散を上回ったため 真の分散を0とみなした。

\bar{p} = 群間の平均遺伝子頻度

$\sigma_{p_0}^2$ = 観察値分散

$\sigma_{\delta p}^2$ = サンプリングに原因する分散

σ_p^2 = 真の分散

第6表 Lewontin-Krakauer test による標識遺伝子の選択中立性検定

	F_{ST} の分散期待値	χ^2	P
I. Lewontin-Krakauer test (原法)			
	$\sigma_F^2 = 0.004644$	213.058	$P < 0.001$ (d.f.=16)
II. Robertson の補正			
(1) Nei の遺伝的距離を全遺伝子頻度データ (第2表) から計算し枝分かれ図を描いた場合	$\sigma_F'^2 = 0.047722$ ($V_{r'} = 0.331238$)	20.733	$0.1 < P < 0.2$ (d.f.=16)
(2) Nei の遺伝的距離を第4表に上げた標識遺伝子の頻度データから計算し枝分かれ図を描いた場合	$\sigma_F'^2 = 0.046546$ ($V_{r'} = 0.322196$)	21.257	$0.1 < P < 0.2$ (d.f.=16)
(3) Robertson の遺伝的距離を第4表に上げた標識遺伝子の頻度データから計算し枝分かれ図を描いた場合	$\sigma_F'^2 = 0.113100$ ($V_{r'} = 0.833956$)	8.748	$0.90 < P < 0.95$ (d.f.=16)
(4) Robertson の遺伝的距離の変異係数を用いた場合	$\sigma_F'^2 = 0.107972$ ($V_{r'} = 0.794526$)	9.164	$0.90 < P < 0.95$ (d.f.=16)

$V_{r'}$ = 群々ペアの遺伝相関 (変換値) の分散

第7表 (その1) 群内での任意交配検定

遺伝子座位	調査群					
	BL	GMA	GMB	BC	JT	PDA
Pi		0.1745 (1.9456)	3.0717 (1.9609)	0.2669 (2.0931)		
Alb	0.3504 (0.9369)					
Tf	0.1839 (1.0735)	4.9319 (2.6804)	1.1579 (1.2045)	3.7576 (1.6608)	0.1760 (1.9622)	1.3368 (0.9928)
Alp						
TBPA	2.4143 (1.5206)	0.0015 (0.1474)				0.0050 (0.2819)
Hb α -I	0.0015 (0.1475)					
Hb β						
PHI			0.4637 (1.4177)			
PGD	0.1419 (2.0312)					
PGM-I		0.0015 (0.1474)				
PGM-II		3.6849** (0.1474)		0.0450 (0.6478)		
Dia	0.0023 (0.1475)					
CellEs	0.0015 (0.1475)					
Acp		0.0004 (0.0764)				
LDHA	0.7088 (1.5206)			0.0025 (0.2158)		
IDH	0.0422 (0.3252)	0.0000 (0.0391)				0.5609 (1.7672)
Total						
χ^2	3.8468	5.1098	4.6933	4.0720	0.1760	1.9027
(d.f.)	(7.8505)	(5.1837)	(4.5831)	(4.6175)	(1.9622)	(3.0419)

* $0.01 < P < 0.05$, ** $0.001 < P < 0.01$, *** $P < 0.001$

表中の値は χ^2 値を示し 括弧内の値は自由度を示す。

つづく

第7表 (その2)

遺伝子座位	調査群					
	PDB	PDC	MDA	MDB	TT	PLA
Pi	0.1372 (0.9838)	0.0369 (0.5980)	0.4637 (1.4177)	1.3132 (2.1940)	0.0154 (0.4437)	0.0093 (0.3343)
Alb						
Tf	1.6115 (1.5398)	7.7727* (1.5545)	0.2746 (0.3125)	0.0807 (0.7948)	1.2384* (0.2659)	
Alp						
TBPA	0.4006 (1.3437)					
Hb α -I						
Hb β						
PHI					0.0722 (0.7803)	
PGD						
PGM-I					0.0722 (0.7803)	0.1137 (0.9207)
PGM-II						
Dia						
CellEs						
Acp						
LDHA						
IDH	0.0177 (1.7452)	1.6455 (2.1478)	0.2913 (2.0045)	0.5609 (1.7672)	0.0280 (2.0882)	0.6375 (1.3704)
Total						
χ^2	2.1670	9.4551	1.0296	1.9548	1.4262	0.7606
(d.f.)	(5.6125)	(4.3003)	(3.7347)	(4.7560)	(4.3584)	(2.6254)

つづく

第7表 (その3)

遺伝子座位	調査群					
	PLB	SGA	SGB	UB	KKA	KKB
Pi	0.9420 (1.2794)	0.3292 (1.9332)	0.0450 (0.6478)	1.2572 (2.0975)	1.6484 (2.0455)	3.8294 (1.8992)
Alb						
Tf		0.0000 (0.0764)				
Alp		0.0000 (0.0764)	0.0025 (0.2158)	0.0016 (0.1480)		
TBPA						
Hba-I						
Hb β					0.5182 (1.4394)	0.2587 (1.2222)
PHI	0.0004 (0.0767)					
PGD						
PGM-I	0.0591 (0.7039)	0.0000 (0.0764)		0.3065 (1.2564)		
PGM-II						
Dia						
CellEs						
Acp						
LDHA						
IDH	0.1530 (1.0308)	0.6810 (1.5177)	0.0025 (0.2158)	0.1089 (0.9228)	0.2854 (1.2419)	
Total						
χ^2	1.1545	1.0102	0.0500	1.6742	2.4520	4.0881
(d.f.)	(3.0908)	(3.6801)	(1.0794)	(4.4247)	(4.7268)	(3.1214)

77%

第7表 (その4)

遺伝子座位	調査群					
	SN	GPA	GPB	KT	MM	ABA
Pi					0.1777 (1.9190)	
Alb						
Tf	0.1540 (0.4437)	0.1601 (0.4832)	1.1895 (1.7797)	0.7231 (1.9044)	0.7606 (2.0882)	0.1534 (2.2086)
Alp						
TBPA					2.4863 (1.7195)	0.2353 (2.3529)
Hb α -I						
Hb β						
PHI		0.0067 (0.2845)	0.0025 (0.2158)			
PGD						
PGM-I	0.7335 (1.5648)	0.5093 (1.5369)	0.0025 (0.2158)	0.0369 (0.5775)		
PGM-II						
Dia						
CellEs					0.4735 (0.3116)	0.0108 (0.3515)
Acp						
LDHA						
IDH	0.1912 (2.0650)	0.0067 (0.2845)	0.5552 (1.4999)	0.7231 (1.9044)		
Total						
χ^2	0.9401	0.6828	1.7497	1.4831	3.8981	0.3995
(d.f.)	(4.0735)	(2.5891)	(3.7112)	(4.3863)	(6.0383)	(4.9130)

フック

第7表 (その5)

	ABB	SKA	SKB	RT	RB
Pi	0.1085 (0.9352)	0.0016 (0.1480)	0.0178 (1.7679)	1.7274 (1.8809)	1.0468 (1.6767)
Alb					
Tf	3.3652 (2.2054)	0.1283 (1.7315)	0.3019 (2.1132)	1.8959 (1.0556)	0.4544 (2.0655)
Alp					
TBPA	0.7619 (2.2857)	0.0007 (1.8758)	0.3019 (2.1132)	1.1491 (2.0155)	2.3004 (1.8822)
Hb α -I					
Hb β					
PHI					
PGD					
PGM-I					
PGM-II					
Dia					
CellEs	0.7961 (1.0523)	3.5059* (0.8845)	1.1801 (0.7925)		
Acp					
LDHA					
IDH					
Total					
χ^2	5.0317	3.6365	1.8017	4.7724	3.8016
(d.f.)	(6.4786)	(4.6398)	(6.7868)	(4.9520)	(5.6244)

第 8 表 隣接群全体の任意交配検定

遺伝子座位	隣接群生息地域 (括弧内は調査した隣接群の数)						
	Gunung Meru (2)	Pangan-daran (3)	Mendut (2)	Pulaki (2)	Sangeh (2)	Kukuh (2)	Gunung Pengsong (2)
Pi	1.4838 (1.9663)	0.1839 (1.0735)	0.9997 (1.9561)	0.9656 (1.1645)	0.2485 (1.9071)	4.6176 (2.0168)	0.0298 (0.5484)
Tf	2.7472 (3.5770)	1.9949 (1.2202)	0.7647 (0.9106)		0.0004 (0.0764)	0.7475 (0.7571)	0.8780 (2.1463)
Alp					0.0016 (0.1475)		
TBPA	0.0015 (0.1473)	0.2811 (1.2183)					0.0976 (2.1463)
Hb β						0.9181 (1.6088)	
PHI	0.0307 (0.5704)			0.0000 (0.0764)			0.0154 (0.4437)
PGM-I	0.0015 (0.1473)			0.2342 (1.1645)	0.0004 (0.0764)		0.1926 (1.1090)
PGM-II	3.6821** (0.1473)						
CellEs							
Acp	0.0004 (0.0763)						0.3497 (0.7446)
IDH	0.0004 (0.0763)	1.6892 (1.9462)	0.8135 (1.9765)	0.1466 (1.5177)	0.6331 (1.4915)	0.1480 (1.0082)	9.8268** (1.6855)
Total	7.9476	4.1491	2.5779	1.3464	0.8840	5.6837	1.3551
χ^2						2.7099	10.1113
(d.f.)	(6.7082)	(5.4582)	(4.8432)	(3.9231)	(3.6989)	(4.6338)	(5.5856)

* 0.01<P<0.05 ** 0.001<P<0.01 *** P<0.001

表中の値は χ^2 値を示し括弧内の値は自由度を示す。

第9表

州地域生息個体の任意交配検定

遺伝子座位	州地域		
	Bengkulu	South Sumatra	West Java
Pi	1.8784 (0.8910)	1.2975 (1.2068)	1.0442 (0.7121)
Alb		0.0016 (0.1478)	0.0008 (0.0767)
Tf	0.7084 (1.0062)	1.8938 (1.8380)	1.2811 (2.4522)
ChEs			10.7154 (8.8163)
TBPA	0.9923 (1.4112)	0.0016 (0.1478)	0.0000 (0.0158)
PGD			0.4716 (1.3239)
PGM-I	0.0092 (0.3339)		1.3377 (0.0766)
Dia	0.0008 (0.0767)		0.0001 (0.0198)
CA-I		0.0016 (0.1478)	0.0062 (0.0533)
CellEs		0.0016 (0.1478)	0.0004 (0.0766)
IDH	0.0004 (0.0766)	0.0979 (0.8549)	0.0051 (0.0273)
Total			11.2085** (1.2722)
χ^2	3.5895	3.3216	4.6878
(d.f.)	(3.7956)	(4.7311)	22.3708* (5.8422) (10.5726)

* 0.01<P<0.05 , ** 0.001<P<0.01 , *** P<0.001

表中の値は χ^2 値を示し、括弧内の値は自由度を示す。

第10表

群内の遺伝的変異性

調査群	P_{poly}	\bar{H}	n_e
Sumatra			
Belawan	0.3030±0.0800	0.0822±0.0290	1.0896
Gunung Meru A	0.2121±0.0711	0.0467±0.0234	1.0490
Gunung Meru B	0.1212±0.0568	0.0531±0.0264	1.0561
Bukitcangang	0.1212±0.0568	0.0443±0.0253	1.0464
Java			
Jatibarang	0.0303±0.0298	0.0129±0.0129	1.0131
Pangandaran A	0.1212±0.0568	0.0445±0.0228	1.0466
Pangandaran B	0.1515±0.0624	0.0520±0.0237	1.0548
Pangandaran C	0.1212±0.0568	0.0523±0.0266	1.0551
Mendit A	0.1212±0.0568	0.0493±0.0238	1.0519
Mendit B	0.1212±0.0568	0.0426±0.0212	1.0445
Bali			
Teluk Terima	0.1515±0.0624	0.0368±0.0177	1.0382
Pulaki A	0.0909±0.0500	0.0161±0.0096	1.0163
Pulaki B	0.1515±0.0624	0.0256±0.0115	1.0263
Sangeh A	0.1515±0.0624	0.0215±0.0136	1.0219
Sangeh B	0.0909±0.0500	0.0123±0.0072	1.0125
Ubud	0.1212±0.0568	0.0322±0.0178	1.0333
Kukuh A	0.0909±0.0500	0.0301±0.0176	1.0310
Kukuh B	0.0606±0.0415	0.0223±0.0157	1.0228
Lombok			
Suranadi	0.1212±0.0568	0.0319±0.0177	1.0330
Gunung Pengsong A	0.1212±0.0568	0.0328±0.0172	1.0339
Gunung Pengsong B	0.1212±0.0568	0.0290±0.0161	1.0299
Kute	0.0909±0.0500	0.0354±0.0202	1.0366
Sumbawa			
Maman	0.1212±0.0568	0.0508±0.0243	1.0535
Ai Beta A	0.0909±0.0500	0.0352±0.0211	1.0364
Ai Beta B	0.1212±0.0568	0.0535±0.0260	1.0565
Semongkat A	0.1212±0.0568	0.0420±0.0223	1.0438
Semongkat B	0.1212±0.0568	0.0560±0.0268	1.0593
Rite	0.0909±0.0500	0.0342±0.0196	1.0355
Raba	0.0909±0.0500	0.0372±0.0210	1.0387
平均	0.1222	0.0384	1.0402

P_{poly} = 多型座位の割合

\bar{H} = 個体当りの平均ヘテロ接合体性期待確率

n_e = 遺伝子座位当りの対立遺伝子有効数

第11表 Cochran の Q test を用いた 遺伝標識分布の均一性検定

A. 変異遺伝子座位の出現を標識とした場合

調査地域	n	m	Q	P
Sumatra	3	15	4.31	$0.1 < P < 0.2$
Java	4	5	9.00*	$0.02 < P < 0.05$
Bali	6	8	3.72	$0.5 < P < 0.7$
Sumbawa	5	4	4.00	$0.3 < P < 0.5$
Whole area	19	17	30.78*	$0.02 < P < 0.05$

B. 変異遺伝子の出現を標識とした場合

調査地域	n	m	Q	P
Sumatra	3	56	3.29	$0.1 < P < 0.2$
Java	4	24	8.42*	$0.02 < P < 0.05$
Bali	6	27	4.78	$0.3 < P < 0.5$
Sumbawa	5	22	8.00	$0.05 < P < 0.1$
Whole area	19	43	30.55*	$0.02 < P < 0.05$

n = 調査群の数

m = 標識の数

第12表 直線回帰分析による遺伝子頻度分布に於ける
勾配傾向の検定

遺伝子座位	遺伝子	Sunda 大陸棚上の 調査全域	
		F ¹ ₂₇	F ¹ ₁₆
Pi	B	2.494	10.548***
Alb	A	10.116**	6.586*
	B	10.116**	6.586*
	D	10.116**	6.586*
Tf	C ²	23.116***	10.331**
	C ³	3.754	0.602
	D ¹	10.334**	10.100**
	F ¹	1.160	0.523
	G ²	4.114	23.575***
	H ¹	33.846***	20.766***
Alp	A	0.477	1.994
TBPA	F	4.189	3.769
Hbα-I	1	10.116**	6.586*
Hbα-II	0	0.520	38.838***
Hbβ	1	0.358	1.488
PHI	1	1.277	0.600
	5	4.751*	2.594
	13	0.167	0.865
	14	0.612	
PGD	A	10.116**	6.586*
PGM-I	1	1.899	2.773
	4	2.208	3.339
	5	4.751*	2.594
PGM-II	1	7.523*	4.220
Dia	C	10.116**	6.586*
CellEs	1	2.665	6.586*
	3	1.217	6.586*
	4	2.730	
Acp	A	4.751*	2.594
LDHA	1	19.535***	12.789**
IDH	1	0.596	34.278***
	2	0.645	35.934***
	4	10.116**	6.586*

* 0.01 < P < 0.05 , ** 0.001 < P < 0.01 , *** P < 0.001

表中の値は地理的分布に関する仮想的尺度(本文中)から計算された
回帰係数の有意性を判定するためのF値を示す。

第13表 Nei (1973) の G-statistics を用いて定量された
群間の遺伝的分化の関連指標値

島嶼集団	調査群の数	H_{Ci}	H_{Si}	G_{CSi}
Sumatra	4	0.0606	0.0688	0.1772
Java	6	0.0423	0.0601	0.2969
Bali	8	0.0246	0.0274	0.1021
Lombok	4	0.0323	0.0373	0.1357
Sumbawa	7	0.0441	0.0489	0.0977

全体集団	島嶼集団 の数	H_C	H_S	H_T	G_{CS}	$G_{CS(T)}$	G_{ST}
全島嶼集団	5	0.0400	0.0485	0.0827	0.1760	0.1032	0.4134
Sunda 大陸棚 上の島嶼集団	3	0.0412	0.0521	0.0763	0.2101	0.1435	0.3168

H_{Ci} = 第 i 島嶼集団の群内の平均遺伝分化量

H_{Si} = 第 i 島嶼集団内の平均遺伝分化量

G_{CSi} = 第 i 島嶼集団内群間の相対遺伝分化量

H_C = 群内の平均遺伝分化量

H_S = 島嶼集団内の平均遺伝分化量

H_T = 全体集団内の平均遺伝分化量

G_{CS} = 島嶼集団に占める島嶼内群間の相対遺伝分化量

$G_{CS(T)}$ = 全体集団に占める島嶼内群間の相対遺伝分化量

G_{ST} = 全体集団に占める島嶼集団間の相対遺伝分化量

第14表 Nei の 遺伝的距離を用いて測定した群間の遺伝的分化

比較された群	比較対数	平均 (範囲)	事例 (比較対数)
隣接群	11	0.0049 (0.0006-0.0174)	Gunung Meru (1) 0.0026 Pangandaran (3) 0.0048 (0.0016-0.0064) Mendit (1) 0.0079 Pulaki (1) 0.0006 Sangeh (1) 0.0010 Kukuh (1) 0.0007 Gunung Pengsong (1) 0.0174 Ai Beta (1) 0.0032 Semongkat (1) 0.0060
同島嶼に生息する非隣接群	65	0.0099 (0.0007-0.0624)	Sumatra (5) 0.0204 (0.0046-0.0374) Java (11) 0.0287 (0.0100-0.0624) Bali (25) 0.0035 (0.0007-0.0099) Lombok (5) 0.0049 (0.0025-0.0067) Sumbawa (19) 0.0059 (0.0007-0.0112)
別島嶼に生息する群	330	0.0583 (0.0018-0.1221)	Sumatra-Java (24) 0.0317 (0.0155-0.0671) Sumatra-Bali (32) 0.0783 (0.0570-0.0981) Sumatra-Lombok (16) 0.0670 (0.0454-0.0929) Sumatra-Sumbawa (28) 0.0270 (0.0120-0.0572) Java-Bali (48) 0.0415 (0.0210-0.0651) Java-Lombok (24) 0.0435 (0.0170-0.0737) Java-Sumbawa (42) 0.0508 (0.0294-0.0747) Bali-Lombok (32) 0.0138 (0.0018-0.0345) Bali-Sumbawa (56) 0.1059 (0.0823-0.1221) Lombok-Sumbawa (28) 0.0926 (0.0708-0.1136)
調査全群	406	0.0491 (0.0006-0.1221)	

第15表 群間の地理上直線距離 (km) と Nei の遺伝的
距離の相関

比較	比較対数	r	P
A. 調査全域			
調査全群間	406	+0.1136	0.02<P<0.05
別島群間	330	-0.1586	0.002<P<0.005
同島群間	76	+0.5441	P<0.001
B. Sunda 大陸棚上の島嶼域			
調査全群間	153	+0.7994	P<0.001
別島群間	104	+0.6594	P<0.001
同島群間	49	+0.5436	P<0.001

r = 相関係数

添付論文

Genetic variations within and between troops of the
crab-eating macaque (Macaca fascicularis) on Sumatra,
Java, Bali, Lombok and Sumbawa, Indonesia.

Yoshi Kawamoto, Tb. M. Ischak and Jatna Supriatna